REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

TOME 56

Avec 6 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1929

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 36

Fascicule 1. Mars 1929.

Fascicule 2. Mai 1929.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 36, n° 1. — Mars 1929.

Beitrag zur Kenntnis der Schweizerischen Spinnenfauna.

IV. Teil[1].

Spinnen von Bedretto.

von

E. SCHENKEL

Mit 6 Textfiguren.

Die oberste Talstufe des Tessin, das Val Bedretto, bildet die südliche Begrenzung der Westhälfte des Gotthardmassivs. 19 Kilometer weit erstreckt es sich vom Nufenenpass (2440 m) in ostnordöstlicher Richtung bis Airolo (1140 m). Mein Standquartier während der Sommerferien 1927 und 1928, der Weiler Bedretto, in der Mitte des Tales, hat etwa 1400 m Höhe über Meeresniveau; bei dieser Ortschaft ist der schmale Talboden Ueberschwemmungsgebiet des Flusses. Die kleinen Häusergruppen von Villa, Bedretto und Ronco liegen auf einer schwach ausgeprägten Terrasse. Ueber der nicht sehr ausgedehnten Mähwiesenzone erheben sich die bewaldeten Steilhänge auf 1800 bis 1900 m Höhe; darüber dehnt sich der breite Weidegürtel aus, der meist in weniger steiler Böschung bis an den Fuss der Gräte und Hörner ansteigt. Beide Talhänge sind durch kurze, meist senkrecht zur Haupttalrichtung verlaufende Seitengräben etwas gegliedert; doch ist das Landschaftsbild nicht sehr abwechslungsreich.

Das Sammelergebnis war auch wenig befriedigend; mit nur 189 Arten übersteigt es nur unbedeutend das Resultat des einzigen Jahres 1926, obschon der damalige Standort, Saas-Fee, mindestens 300 m höher gelegen ist. Vermutlich ist also die Spinnenfauna

[1] I. Teil in *Revue suisse de Zoologie*, vol. 32, p. 253, 1925. — II. Teil, *ibid.*, vol. 33, p. 301, 1926. — III. Teil, *ibid.*, vol. 34, p. 221, 1927.

artenärmer; da das aber Ergebnis durch die Disposition des Sammlers und die Witterung beeinflusst wird, ist jene Folgerung nur wahrscheinlich. 112 Arten der Ausbeute (ca. 59 %) sind weit über Mitteleuropa verbreitet, davon sind 99 (ca. 53 %) auch bei Basel gefunden worden. 64 Species (ca. 34 %) sind solche, die in der Schweiz vorwiegend der alpinen und subalpinen Zone angehören.

Vom ganzen Alpenareal unseres Landes kennt man bisher etwa 134 auf die beiden Höhengürtel beschränkte Arten: davon haben 59 allgemeine Verbreitung über unser Gebiet; 13 sind auf die südlichen Ketten, Wallis bis Graubünden, beschränkt; 46 sind bisher nur aus dem Wallis, 9 nur aus Graubünden und 7 nur aus den Berner- und Vierwaldstätteralpen bekannt. Diese Verbreitungsangaben beziehen sich nur auf schweizerische Verhältnisse, da weitaus die meisten Arten auch andernorts vorkommen, in nördlicher gelegenen Ländern auch in tiefern Lagen. Die Ausbeute umfasst etwa $^3/_4$ der allgemeiner verbreiteten (44 Species), $^2/_3$ der meridional-alpinen (8 Species), $^1/_4$ der Walliser (12 Species) und keine der ost- und nord-alpinen Specialitäten.

Die alpine Spinnenfauna von Bedretto hat also engere Beziehungen zu derjenigen des Wallis, ist aber ärmer an charakteristischen Formen. So sind auch von den nach bisherigem Befund endemischen Arten dieses Gebietes *Enoplognatha jacksoni* Schkl, *Panamomops tauricornis* Simon, *Metopobactrus nodicornis* Schkl, *Zora nigrimana* Schkl, *Coelotes pickardi* Cambr., nicht vertreten; *Megabunus rhinoceros* Can., bei Saas-Fee häufig, ist um Bedretto sehr selten, ebenso *Brachycentrum lesserti* Schkl. *Coelotes rudolphi* Schkl, der wohl an der Westgrenze seines Verbreitungsgebietes in den Alpen des Binnentales als Seltenheit entdeckt worden ist, findet sich am Südhang des Gotthardmassives sehr häufig; hier sind wir vielleicht dem Zentrum seiner Verbreitung nahe; die Ostgrenze ist noch unbekannt. Als endemische Tessinerart der Sammlung mag *Lephthyphantes monachus* Sim. gelten, vorausgesetzt dass das so bestimmte Weibchen wirklich zur Art gehört. *Leptorhoptrum huthwaiti* (Cambr.) ist, dem weniger kontinentalen Klima entsprechend, häufiger als im Wallis. *Roncus lubricus* (L. Koch), schon von Carl in Bedretto gefunden, ist hier der häufigste, fast einzig vorkommende Pseudoscorpion. Neun Arten sind für die Schweiz neu; davon ist besonders beachtenswert *Scotolemon helveticus* Schkl, der erste schweizerische Vertreter der *Opiliones Laniatores* und

nach *Holoscotolemon unicolor* Roewer, von Lienz in Tirol, der nördlichste Vorposten dieser sonst vorwiegend tropischen Unterordnung. Falls die kleine Form wirklich endemisch und nicht bloss in den südlich angrenzenden Gebieten einfach übersehen worden ist, stellt sie ein interessantes Problem zur Diskussion: Nacheiszeitliche Einwanderung ist nicht wahrscheinlich; die Frist zur Artabspaltung wäre wohl zu kurz; prae- oder mindestens interglaciale Besetzung des Gebietes ist eher anzunehmen. Wie konnte aber die Eiszeit überdauert werden ?

Einen Weg zur Erklärung weist vielleicht die Tatsache, dass mehrere *Scotolemon*-Arten Höhlentiere sind, und dass die Ausbeute einige troglophile Arten, wie *Meta menardi* (Latr.), *Thyreosthenius becki* (Cambr.), *Porrhomma thorelli* (Herm.) und *Scotargus inerrans* (Cambr.) enthält; letztere, für die Schweiz neue Art, wurde bisher aus Südengland, Nordspanien und aus den Alpen des südlichen Frankreichs gemeldet. *Agyneta conigera* (Cambr.) und *Peponocranium ludicrum* (Cambr.) sind als weitverbreitete mitteleuropäische Species bei uns wohl nur übersehen worden. *Erigone tenuimanus* Sim. habe ich früher am Eggischhorn gefunden und als *E. cristatopalpus* var. *leptocarpus* Sim. bestimmt; Simon selbst hat (1926, p. 519) beide Bezeichnungen als Synonyme erklärt und gibt als Fundorte Basses-Alpes, Alpes maritimes und Drôme an. Das einzige erbeutete Weibchen von *Lathys heterophthalma* Kulcz. stimmt grösstenteils mit der Originalbeschreibung (1891, p. 161) überein, weist aber in der Augenstellung leichte Unterschiede auf. Weniger gut passt Simons Beschreibung von *Scotolathys heterophthalma* (1914, p. 47). Die Art wurde zuerst in Ungarn, später in Südfrankreich gefunden, kann also mit einigem Recht als südliche Species bezeichnet werden. Weiter haben höchstens noch Anspruch auf diese Bezeichnung nachfolgende Formen der Ausbeute: *Erigone tenuimanus* Simon, *Scotargus inerrans* (Cambr.), *Scotolemon helveticus* Schkl, *Eudasylobus nicaeensis* (Thorell) und *Roncus lubricus* (L. Koch). Auch wenn man die Höhenlage in Betracht zieht, ist dieser Einschlag meridionaler Formen für ein Tal des Alpensüdhangs zu geringfügig. Es wäre denkbar, dass das weniger kontinentale Klima des Gotthardgebietes dem Gedeihen südlicher Einwanderer hinderlich ist.

Vier leider nur durch Weibchen belegte Species sind vielleicht neu: *Trichoncus strandi* Schkl ist von dem ebenfalls vorhandenen

Tr. saxicola (Cambr.) bestimmt verschieden und stimmt auch mit *Tr. affinis* Kulcz. nicht überein. *Asthenargus perforatus* Schkl ist vielleicht das noch unbeschriebene Weibchen einer schon bekannten Form (*A. placidus* Simon ?, *A. longespina* Simon ?). Eine in mehreren Weibchen erbeutete Art habe ich rein provisorisch zu *Oedothorax* gestellt, da ohne Besitz der Männchen der Entscheid über die Gattung nicht möglich ist; letztere ist möglicherweise überhaupt noch nicht beschrieben. Von einer kleinen, mir unbekannten *Lephthyphantes*-Art ist nur ein einziges, durch Eintrocknen stark beschädigtes Weibchen vorhanden, dessen Epigyne sehr charakteristisch gebaut ist.

Im nachfolgenden Verzeichnis der Fänge sind die Lokalitäten für 1927 durch einfache Buchstaben signiert; für 1928 wurden letztere durch Beifügung eines Striches gekennzeichnet. Wie früher sind in der Artenliste die für die Schweiz neuen Species durch 2 Sterne hervorgehoben.

Den Herren Prof. Embr. Strand in Riga und Dr. A. R. Jackson in Chester, die mich mit wünschenswerter Literatur unterstützten, sei hier bestens gedankt, ebenso meinen Söhnen, die einen beträchtlichen Anteil des Materials einsammelten.

VERZEICHNIS DER FÄNGE VON 1927.

a : Strasse Airolo-Bedretto, 1200-1400 m, 27. VII.

b : Talboden und Kulturland der linken Talseite, Villa-Bedretto-Ronco, 1350-1500 m, 10. bis 14., 16., 19., 22. und 27. VII; 3., 6. bis 9. VIII.

c : Haus in Bedretto.

d : Wald zwischen Ronco und All'acqua, 1500-1600 m, 15. und 22. VII.

e : Waldhang der linken Talseite ob Villa (unterer Waldrand und Aufstiege nach Alpe di Cavanna und le Traverse über Orello und Carniccio), 1500-1800 m, 21., 23. und 28. VII, 2. und 5. VIII.

f : Waldhang der linken Talseite ob Bedretto (unterer Waldrand und Aufstieg nach Alpe di Pesciora), 1500-1800 m, 20. VII und 3. VIII.

g : Waldrand hinter Ronco und Aufstieg nach Rovino, 1530-1900 m, 3.-6. VIII.

h : Waldhang der rechten Talseite (Bedretto bis Alpe di Folcra), 1400 bis 1800 m, 11., 13., 14. und 22. VII.
i : Rechte Talseite zwischen All'acqua und Alpe di Formazzora.
k : Alpe di Cavanna bis Cavannapass, 1900 bis 2900 m, 21. VII und 4. VIII.
l : Alpe di Pesciora, 1900-2300 m, 20. VII.
m: Alpe di Cristallina bis Naretpass, 1800-2450 m, 18. VII.
n : Alpe di Folcra, Pianascio, Folcra di Mezzo, Casinello, 1800 bis 2100 m, 28. VII.
o : Alpe di Formazzora, Val Doggia bis Passo di San Giacomo, 2000 bis 2300 m, 15. VIII.
p : Alpe di Val Corno bis Cornopass, 2000-2500 m, 29. und 30. VII.
q : Alpe di Cruina bis Nufenenpass, 1900-2500 m, 15. VII.

1928.

a′ : Bedretto, 1400 m.
b′ : Bedretto, Talboden, l. Seite beim Sägli, 1380 m, 10. und 24. VII.
c′ : Bedretto, Talboden, r. Ufer des Tessin, gesiebt und unter Steinen (Dolomit); 9., 10. und 17. VII.
d′ : Bedretto, Talboden, r. Vorland des Flusses; 11. VII und 4. VIII.
e′ : Ronco, Talboden, 1450 m; 10. VII.
f′ : Kleine Hochmoore am Wege ob All'acqua, 1700 m; 7. VIII
g′ : Dolomithang der l. Talseite zwischen Villa und Osasco, 1300 bis 1400 m; 14. VII.
h′ : Bedretto, l. Talhang zwischen Pesciora- und Cavannabach, untere Waldgrenze und Kahlschlag mit Calluna und Arctostaphylus, gesiebt und geklopft, 1500 m; 12. und 23. VII, 7. VIII.
i′ : Waldweg von Bedretto nach Alpe di Pesciora, 1500-1800 m; 14. VII.
k′ : Waldhang hinter Ronco, l. Talseite, gesiebt, 1500 m; 13. VII.
l′ : Bedretto, unterer Waldsaum der r. Talseite, gesiebt, 1400 m; 11. und 12. VII.
m′: Ronco, Waldhang der r. Talseite, gesiebt und unter Stein, 1500-1600 m; 16. und 24. VII, Anf. VIII.
n′ : Militärweg von Alpe di Cavanna bis Fieudo, 2100 m; 16. VII.
o′ : Alpe di Cavanna-Piz Lucendro-Cavannapass, 2400-2900 m; 25. VII.

p′ : Stabiello bis Alpe di Cristallina, 1800 m; 18. VII.
q′ : Alpe di Cristallina bis Naretpass, 2000-2400 m; 18. VII.
r′ : Naretpass bis Piz Cristallina, 2400-2900 m; 8. VIII.
s′ : Alpe di Folcra, 1900-2100 m; 30. VII.
t′ : Pian Milan-Piz Folcra-Val torta, 2100-2600 m; 6. VIII.
u′ : Alpe di Valleggia, obere Stufe des Tälchens, 2000 m; 31. VII, 1. VIII.
v′ : Val Piana, obere Partie, 2300 m; 2. VIII.
w′: Weg von Val Piana nach Val Cavagnola, 2200 m; 3. VIII.
x′ : San Giacomo, 2300 m; 23. VII.
y′ : Alp Corno, 2200 m; 26. VII.
z′ : Nufenenpass, 2500 m; 27. VII.

LISTE DER ARTEN.

Dictynidae.

Amaurobius ferox (Walckenaer). b: 1 ♀; b′: 1 ♀.
Amaurobius fenestralis (Stroem). b: 1 ♀; f: 1 juv.; g: 1 ♀, 1 juv.; n: 1 ♀; a′: 1 ♂; s′: 1 ♀; p′: 1 ♀.
***Lathys heterophthalma* Kulczynski. b: 1 ♀.
Dictyna pusilla Thorell. h′: 3 juv.; k′: 1 ♂.

Dysderidae.

Segestria senoculata (Linné). b′: 1 juv.

Gnaphosidae.

Drassodes lapidosus (Walckenaer). b: 1 ♂, 5 ♀; e: 4 ♀; g: 1 ♀; b′: 3 ♀; h′: 1 ♂; i′: 1 ♀.
Drassodes villosus (Thorell). g: 3 ♀; h: 1 ♀.
Drassodes pubescens (Thorell). b: 3 ♀; e: 3 ♀.
Drassodes heeri (Pavesi). k: 1 ♂, 6 ♀, 1 juv.; l: 3 ♀; m: 1 ♂, 1 ♀; p: 3 ♀; q: 5 ♀; n′: 1 ♂; o′: 1 ♂, 2 ♀; q′: 2 ♀; s′: 1 ♀ juv.; t′: 2 ♂; u′: 1 ♂, 1 ♀.
Drassodes umbratilis (L. Koch). e: 2 ♀.
Drassodes signifer (C. Koch). b: 2 ♀; f: 2 ♀; g: 3 ♀; k: 1 ♀; m: 2 ♀; n: 1 ♀; p: 5 ♀; q: 4 ♀; d′: 1 ♀; m′: 2 ♀, 1 juv.; q′: 1 ♀; r′: 1 ♀; s′: 1 ♀; z′: 1 ♀.

Zelotes talpinus (L. Koch). b: 1 ♂, 1 ♀; e: 1 ♂, 1 ♀; q: 1 ♀; i′: 2 ♀; n′: 1 ♀.
Zelotes subterraneus (C. Koch). b: 6 ♀; l: 3 ♀; b′: 1 ♀; e′: 2 ♂, 1 ♀; f′: 2 ♀ unter Rinde; i′: 1 ♀; m′: 2 ♀, 2 juv.
Zelotes clivicola (L. Koch). k: 1 ♂.
Zelotes aeneus (Simon). e: 1 ♂.
Gnaphosa montana (L. Koch). e: 1 ♀; g: 1 ♀; e′: 6 ♀ unter Rinde.
Gnaphosa bicolor (Hahn). e: 1 ♀.
Gnaphosa petrobia L. Koch. k: 6 ♀; m: 2 ♀; p: 1 ♀, 2 juv.; q: 1 ♀; r′: 1 ♂, 1 ♀; s′: 1 ♂, 3 ♀, 3 juv.; z′: 2 ♀, 1 ♂ juv.
Gnaphosa badia (L. Koch). b: 1 ♀; f: 7 ♀; h: 1 ♂, 3 ♀; k: 2 ♀; l: 7 ♀; m: 6 ♀; n: 2 ♀; p: 2 ♀; q: 7 ♀; e′: 6 ♀ (unter Rinde); i′: 1 ♀; l′: 1 ♀; m′: 1 ♀; n′: 1 ♀; q′: 1 ♂; s′: 1 ♀; u′: 1 ♂, 1 ♀.

THERIDIIDAE.

Episinus angulatus (Blackwall). g′: 1 juv.; h′: 1 ♂, 2 pulli.
Euryopis flavomaculata (C. Koch). e: 1 ♀.
Theridion bellicosum Simon. k: 3 ♀; b′: 1 ♀.
Theridion sisyphium (Clerck). b: 1 ♂, 8 ♀; e: 1 ♀; f: 2 ♀; h: 1 ♀; g′: 2 ♀; h′: 2 ♂; i′: 1 ♀.
Theridion impressum L. Koch. b: 1 ♂, 4 ♀; g: 4 ♀; n: 5 ♀; a′: 1 ♂; h′: 1 ♂, 1 ♀; k′: 1 ♂, 1 ♀.
Theridion umbraticum L. Koch. b: 1 ♂, 7 ♀.
Theridion petraeum L. Koch. l: 1 ♂, 4 ♀, 1 juv.; n′: 2 ♂, 4 ♀, 2 juv.
Theridion denticulatum (Walckenaer). b: 5 ♀; l: 2 ♀; h′: 1 ♂; o′: 1 ♀.
Theridion varians Hahn. b: 1 ♀.
Crustulina guttata (Wider). b: 1 ♀; h′: 3 ♀, 1 juv.
Asagena phalerata (Panzer). b: 1 ♀; e: 3 ♀; g: 1 ♀; b′: 2 ♀.
Enoplognatha thoracica (Hahn). e: 1 ♀.
Robertus lividus (Blackwall). b: 1 ♀; g: 1 ♀; l′: 1 ♂.
Robertus truncorum (L. Koch). b: 1 ♀; f: 2 ♀; h: 4 ♂, 5 ♀; l′: 1 ♀; m′: 5 ♂, 13 ♀; u′: 3 ♀.

LINYPHIIDAE.

Minicia marginella (Wider). b: 1 ♀; h′: 2 ♂, 5 ♀, 4 juv.
Maso sundevalli (Westring). c′: 1 ♀; g′: 3 ♀; h′: 2 ♂, 1 ♀; i′: 1 ♂.
***Peponocranium ? ludicrum* (O. P. Cambr.). h′: 5 ♀.

Ceratinella brevis (Wider). e: 1 ♀; h′: 2 ♀.
Ceratinella brevipes (Westring). b: 1 ♂; h: 3 ♀; k: 1 ♀, 1 juv.; l′: 2 ♀, 1 juv.; m′: 1 ♂, 3 ♀; q′: 1 ♀; z′: 1 ♀.
Brachycentrum lesserti Schkl. h′: 2 ♀.
Mecopisthes silus (O. P. Cambr.). h′: 1 ♀.
Minyriolus pusillus (Wider). b: 4 ♀, 1 juv.; h: 1 ♀.
Metopobactrus prominulus (O. P. Cambr.). h′: 1 ♂.
Araeoncus anguineus (L. Koch). k: 2 ♂, 6 ♀; m: 6 ♀, 3 ♂ juv.; p: 8 ♀; q: 2 ♂, 2 ♀; n′: 1 ♂; o′: 1 ♂, 5 ♀; q′: 6 ♂, 5 ♀; r′: 1 ♀; s′: 6 ♂, 16 ♀, 2 juv.; w′: 3 ♀; z′: 1 ♂, 3 ♀, 1 juv.
Tiso vagans (Blackwall). l: 1 ♂; k: 1 ♂; l′: 1 ♀.
Scotynotylus antennatus (O. P. Cambr.). h: 1 ♂, 1 ♀; k: 2 ♀; l: 1 ♀; p: 3 ♀; q: 2 ♀; u′: 1 ♀.
Diplocephalus cristatus (Blackwall). k: 3 ♀; q: 1 ♀.
Diplocephalus latifrons (O. P. Cambr.). b: 2 ♂, 12 ♀; c′: 1 ♀.
Diplocephalus helleri (L. Koch) = *D. eborodunensis* (O. P. Cambr.) sec. Simon. h: 3 ♀; k: 4 ♀, 1 juv.; m: 1 ♂; o′: 4 ♂, 17 ♀; q′: 1 ♀; r′: 5 ♀; s′: 1 ♂, 5 ♀; t′: 1 ♂, 2 ♀; u′: 2 ♂, 9 ♀; v′: 5 ♀; z′: 3 ♀.
Caracladus aviculus (L. Koch). h: 2 ♀.
Thyreosthenius becki (O. P. Cambr.). g: 1 ♂, 2 ♀ im Detritus eines Ameisennestes unter der Rinde eines Baumstumpfs.
Tapinocyba affinis de Lessert. h: 5 ♀; m′: 1 ♀.
Walckenaera acuminata Blackwall. m′: 1 ♀, 1 ♂ juv.
Cornicularia cuspidata (Blackwall). b: 1 ♀; c′: 2 ♀; m′: 1 ♀.
Cornicularia vigilax (Blackwall). l: 2 ♀; m: 1 ♀; q: 1 ♀; s′: 1 ♂, 2 ♀; t′: 1 ♂.
Micrargus herbigradus (Blackwall). m′: 2 ♀.
Nothocyba subaequalis (Westring). b′: 1 ♂, 2 ♀.
Erigone cristatopalpus E. Simon. s′: 1 ♂, t′: 1 ♂; u′: 1 ♂.
Erigone tenuimanus E. Simon. h: 1 ♂; n′: 1 ♂.
Erigone remota L. Koch. q: 5 ♂, 4 ♀; o′: 1 ♂; q′: 8 ♂, 2 ♀; v′: 2 ♂; x′: 2 ♂, 1 ♀.
Erigone dentipalpis (Wider). k: 2 ♂, 1 ♀; f′: 1 ♂; p′: 1 ♂.
Oedothorax retusus (Westring). b: 1 ♂, 8 ♀; l: 1 ♀; e′: 1 ♂, 1 ♀; f′: 1 ♀; n′: 1 ♀; q′: 5 ♀.
** ?? *Oedothorax dubius* n. sp. m: 2 ♀; q′: 1 ♀; s′: 1 ♀; u′: 5 ♀; x′: 1 ♀.

Rhaebothorax paetutus (O. P. Cambr.). k: 1 ♂; m: 1 ♂, 1 ♀; q: 2 ♂; n′: 1 ♀; q′: 1 ♀; s′: 2 ♂; u′: 1 ♀; w′: 1 ♀; x′: 1 ♂, 3 ♀.
Gongylidiellum tenerum Schenkel. h: 7 ♀.
Asthenargus paganus (E. Simon). b: 2 ♀; h: 2 ♀; m′: 7 ♀.
*******Asthenargus perforatus* n. sp. ? c′: 1 ♀; m′: 1 ♀.
Trichoncus saxicola (O. P. Cambr.). b: 1 ♀; b′: 1 ♂, 1 ♀.
*******Trichoncus strandi* n. sp. b: 1 ♀.
Porrhomma thorelli (Hermann). 2 ♀.
Hilaira montigena (L. Koch). k: 1 ♂, 17 ♀; q′: 1 ♀; r′: 1 ♂, 7 ♀; s′: 1 ♀.
Leptorhoptrum huthwaiti (O. P. Cambr.). m: 5 ♂, 7 ♀; q: 2 ♀; q′: 5 ♂, 10 ♀; t′: 1 ♀; u′: 3 ♂, 13 ♀, 2 juv.
*******Scotargus inerrans* (O. P. Cambr.). e: 3 ♀; f: 1 ♀.
Centromerus affinis (Wider). b: 6 ♀; h: 2 ♀; k: 2 ♀; l: 1 ♀; m: 1 ♀; p: 1 juv.; m′: 3 ♀; o′: 1 ♀.
Centromerus brevipalpis (E. Simon). b: 2 ♀; h: 2 ♀; m′: 1 ♀.
Centromerus electus (E. Simon). k: 2 ♀.
Centromerus subalpinus de Lessert. h: 5 ♀; m’: 2 ♀.
Oreonetides vaginatus (Thorell). m: 8 ♀; o′: 1 ♀; r′: 1 ♀; t′: 1 ♂; u′: 1 ♀; v′: 1 ♀.
Microneta viaria (Blackwall). g′: 1 ♀.
Microneta glacialis (L. Koch). k: 5 ♀; m: 1 ♀; o′: 1 ♂, 29 ♀; q′: 1 ♀; r′: 1 ♂, 8 ♀; s′: 10 ♀; t′: 25 ♀; u′: 8 ♂, 13 ♀; v′: 1 ♂, 21 ♀; w′: 2 ♀; z′: 1 ♀.
Agyneta subtilis (Cambr.). b: 1 ♀; h′: 2 ♀.
*******Agyneta conigera* (Cambr.). b: 2 ♀; g′: 1 ♀; h′: 1 ♂, 3 ♀.
Micryphantes rurestris C. Koch. b: 1 ♀; e: 1 ♀.
Micryphantes nigripes (E. Simon). k: 1 ♂, 1 ♀; o′: 1 ♀; r′: 2 ♀.
Micryphantes gulosus (L. Koch). e: 1 ♀; k: 1 ♂, 5 ♀; n: 1 ♀; p: 1 ♂, 2 ♀; q: 1 ♂, 1 ♀; n′: 1 ♀; s′: 2 ♀.
Lephthyphantes handschini Schenkel. k: 2 ♀; r′: 1 ♀.
Lephthyphantes ? monachus E. Simon. k: 1 ♀.
Lephthyphantes mughi (Fickert). c′: 1 ♀.
Lephthyphantes fragilis (Thorell). b: 1 ♀; f: 1 ♀; c′: 1 ♀; h′: 1 ♀; m′: 1 ♀.
Lephthyphantes monticola (Kulczynski). b: 1 ♀; h: 2 ♀; p: 1 ♀; c′: 1 ♀; l′: 3 ♀; m′: 3 ♀.
*******Lephthyphantes* sp. m′: 1 ♀.

Lephthyphantes tenebricola (Wider). f: 1 ♂; h: 1 ♂; c′: 1 juv.; l′: 3 ♂, 2 ♀; m′: 1 ♂, 14 ♀.
Lephthyphantes jacksoni Schenkel. h: 1 ♂.
Lephthyphantes mengei Kulczynski. b: 2 ♀; c′: 1 ♂; d′: 1 ♀; g′: 1 ♀; h′: 4 ♂, 4 ♀; k′: 1 ♂, 2 ♀.
Labulla thoracica (Wider). i′: 1 ♀, 3 juv.; m′: 1 ♂.
Linyphia peltata Wider. b: 6 ♀; f: 2 ♀; h: 1 ♀; a′: 1 ♀; i′: 2 ♀.
Linyphia hortensis Sundevall. h: 2 ♀; n: 1 ♂; a′: 1 ♀; i′: 1 ♀.
Linyphia pusilla Sundevall. l: 1 ♀; e′: 1 ♀; f′: 1 ♀.
Bololephthyphantes index (Thorell). e: 1 ♀ (sehr klein).

Mimetidae.

Ero furcata (Villers). h′: 1 ♀, 1 juv.

Argiopidae.

Meta segmentata (Clerck). b: 1 ♀; h: 1 ♂.
Meta merianae (Scopoli). l: 1 ♀; a′: 1 ♂.
Meta menardi (Latreille). c: 1 ♀.
Cyclosa conica (Pallas). b: 2 ♀.
Araneus omoedus (Thorell) ? b: 1 juv.
Araneus diadematus Clerck. b: 1 ♂, 2 juv.; g: 1 ♂, 3 ♀; l: 1 juv.; a′: 1 ♀.
Araneus cucurbitinus Clerck. b: 1 ♂; a′: 1 ♂, 1 ♀.
Araneus quadratus Clerck. b: 1 ♂, 1 ♀; d: 1 ♂, 5 ♀; g: 1 ♀; h: 1 ♀; k: 1 ♀; l: 1 juv.; n: 2 ♀, 2 juv.; p′: 1 ♀; v′: 1 ♂, 1 ♀; w′: 1 ♂, 2 ♀.
Araneus marmoreus Clerck. b: 1 ♀.
Araneus ceropegius Walckenaer. b: 1 ♀, 1 pull.; d: 1 ♀; f: 1 ♂; h: 5 ♀; n: 2 ♀, 1 juv.; q: 1 ♀; i′: 1 ♂.
Araneus carbonarius (L. Koch). l: 6 ♂, 10 ♀; n′: 1 ♂, 5 ♀.
Araneus patagiatus Clerck. b: 2 ♂, 2 ♀.
Cercidia prominens (Westring). h′: 1 ♂ juv., 1 ♀ juv.
Zilla montana C. Koch. b: 3 juv.

Thomisidae.

Misumena vatia (Clerck). b: 2 juv.; e: 1 juv.; g: 1 juv.
Oxyptila horticola (C. Koch). h′: 1 ♀.
Oxyptila trux (Blackwall). h: 1 ♂, 3 ♀.

Oxyptila rauda Simon. c′: 1 ♀.
Xysticus gallicus Simon. b: 1 ♀; e: 1 ♀; f: 1 ♀; g: 1 ♀; m: 1 ♀; i′: 1 ♂, 1 ♀; k′: 1 ♂; l′: 1 ♂.
Xysticus cristatus (Clerck). b: 1 ♀; a′: 1 ♂.
Xysticus pini (Hahn). b: 4 ♀; f: 1 ♀; g: 3 ♀; d′: 1 ♀; e′: 1 ♀; h′: 3 ♂, 2 ♀; k′: 1 ♀, 2 juv.; i′: 1 ♂, 4 ♀.
Xysticus glacialis L. Koch. k: 7 ♀; l: 1 ♂, 5 ♀; m: 2 ♀; n: 1 ♀; p: 6 ♀; q: 1 ♀; n′: 2 ♀; o′: 2 ♀; q′: 1 ♀; r′: 1 ♀; t′: 1 ♀; u′: 2 ♀.
Philodromus emarginatus (Schrank). e: 1 ♀; g: 1 ♀.
Philodromus aureolus caespiticola (Walckenaer). b: 9 ♀, 1 juv.; f: 6 ♀; g: 1 ♀; h: 2 ♀; n: 3 ♀; i′: 2 ♀.
Philodromus vagulus Simon. b: 1 ♀; e: 3 ♀; g: 7 ♀; l: 5 ♀; m: 1 ♀; q: 1 ♀; i′: 1 ♀.
Philodromus collinus C. Koch. b: 1 ♂.
Thanatus alpinus Kulczynski. p: 2 ♀; h′: 1 juv.; s′: 1 ♀.

Clubionidae.

Micrommata virescens (Clerck). b: 1 ♀; d: 1 ♀; f: 1 ♂, 1 ♀; l: 1 ♀; i′: 1 ♀.
Clubiona reclusa Cambridge. d: 3 ♀; f: 1 ♀; h: 3 ♀; n: 3 ♀.
Clubiona hilaris Simon. b: 3 ♂, 3 ♀; g: 2 ♂, 7 ♀; m: 1 ♀; e′: 3 ♀; m′: 2 ♀.
Clubiona similis L. Koch. d′: 1 ♂.
Clubiona germanica Thorell. b: 1 ♀.
Micaria chalybeia Kulczynski. h′: 1 ♂.
Micaria scenica Simon. p: 4 ♀; q: 1 ♂, 4 ♀; r′: 1 ♀.
Micaria pulicaria (Sundevall). l: 1 ♀.
Micaria breviuscula Simon. k: 2 ♂, 2 ♀; m: 2 ♀; p: 1 ♂; z′: 1 ♀, 1 juv.
Zora spinimana (Sundevall). h′: 4 juv.; k′: 1 juv.; l′: 1 juv.

Agelenidae.

Tegenaria silvestris L. Koch. b′: 2 ♀.
Coelotes rudolphi (Schenkel). a: 1 ♀; b: 1 ♂, 9 ♀; d: 1 ♀; e: 2 ♀; f: 6 ♂, 13 ♀, 1 juv.; g: 2 ♂, 4 ♀; h: 1 ♂; k: 1 ♀, 3 juv.; l: 2 juv.; n: 3 ♀; i′: 4 ♂; m′: 1 ♀; n′: 1 ♂, 2 ♀, 2 juv.; o′: 1 ♀, 1 juv.; r′: 2 juv.; s′: 2 ♂; t′: 1 ♀; w′: 1 ♀.
Cicurina cicur Menge. b: 2 juv.

Cryphoeca sylvicola (C. Koch). b: 1 ♀; h: 2 ♀, 4 juv.; m′: 2 ♂, 2 ♀.

Pisauridae.

Pisaura mirabilis (Clerck). b: 2 ♀; e: 1 ♂, 1 ♀; f: 1 ♀; o′ (tiefe Lage): 1 ♂.

Lycosidae.

Tarentula barbipes (Sundevall). b: 1 ♀; e: 2 ♀.
Tarentula cuneata (Clerck). e: 1 ♂; l: 1 ♂; n: 1 ♂; h′: 1 ♂; k′: 1 ♂.
Tarentula pulverulenta (Clerck). f: 1 ♂.
Tarentula aculeata (Clerck). b: 1 ♂, 1 ♀; d: 1 ♂; f: 1 ♂; g: 1 ♀; h: 8 ♂, 3 ♀, 5 juv.; n: 2 ♂, 3 ♀, 1 juv.; i′: 5 ♂; l′: 1 ♂, 1 ♀, 1 juv.; p′: 1 ♂.
Xerolycosa nemoralis (Westring). b: 3 ♂, 1 ♀; e: 3 ♀; f: 1 ♀; b′: 1 ♂; e′: 2 ♀.
Arctosa alpigena (Doleschal). q′: 4 ♀; x′: 2 ♂, 12 ♀.
Arctosa leopardus (Sundevall). f′: 1 ♀.
Trochosa terricola Thorell. f: 1 ♀.
Lycosa torrentum (Simon). b: 8 ♀; e′: 2 ♀.
Lycosa mixta Kulczynski. b: 2 ♂, 1 ♀; f: 1 ♂; h: 1 ♂, 6 ♀; k: 4 ♂, 2 ♀; l: 2 ♀; m: 1 ♂, 1 ♀; n: 1 ♀; p: 1 ♂, 1 ♀; m′: 2 ♀; q′: 1 ♂, 1 ♀; s′: 1 ♂; w′: 1 ♂, 1 ♀.
Lycosa saltuaria L. Koch. h: 1 ♂, 1 ♀; k: 1 ♂; l: 3 ♂, 9 ♀; m: 1 ♂, 1 ♀; n: 1 ♀.
Lycosa tarsalis Thorell. b: 3 ♂, 2 ♀; f: 1 ♀; g: 1 ♀; k′: 1 ♀.
Lycosa blanda C. Koch. b: 9 ♂, 18 ♀; e: 3 ♂, 7 ♀; f: 1 ♂, 2 ♀; g: 2 ♂, 2 ♀; k: 1 ♂, 1 ♀; l: 1 ♂, 2 ♀; p: 2 ♂, 3 ♀; q: 2 ♂; b′: 5 ♀; e′: 4 ♀; g′: 2 ♀; h′: 3 ♀; k′: 1 ♀; n′: 1 ♀; s′: 1 ♀, 1 ♂; u′: 1 ♂.
Lycosa cursoria C. Koch. f: 1 ♂; h: 2 ♀; e′: 1 ♂, 4 ♀; m′: 2 ♀.
Lycosa lugubris Walckenaer. b: 1 ♂, 4 ♀; f: 1 ♀; g: 1 ♀; b′: 2 ♀; e′: 1 ♀; i′: 1 ♀; n′: 1 ♂.
Lycosa amentata (Clerck). b: 1 ♂, 9 ♀; h: 1 ♂, 2 ♀; l: 1 ♀; q: 3 ♀; b′: 3 ♀; e′: 4 ♀; f′: 3 ♀; n′: 1 ♀; u′: 1 ♂.
Lycosa ferruginea L. Koch. b: 1 ♀; f: 1 ♂, 4 ♀; p′: 1 ♂.
Lycosa giebeli Pavesi. m: 4 ♂, 6 ♀; n: 2 ♀; p: 2 ♂, 5 ♀; q: 6 ♂, 8 ♀; q′: 1 ♂, 1 juv.; r′: 1 ♂, 1 ♀; s′: 4 ♂, 2 ♀; t′: 3 ♀; y′: 1 ♂, 1 ♀; z′: 6 ♂, 1 ♀.

Lycosa ludovici Dahl. k: 3 ♂, 2 ♀, 2 juv.; l: 2 ♂; o′: 1 ♂, 1 ♀.
Lycosa wagleri Hahn, var. *nigra* C. Koch. a: 1 ♀; b: 6 ♀.

Salticidae.

Heliophanus cupreus (Walckenaer). b: 1 ♀; e: 7 ♀; h′: 1 ♀.
Heliophanus aeneus (Hahn). b: 2 ♂, 6 ♀; f: 1 ♀; a′: 1 ♂; b′: 4 ♀; d′: 1 ♂; y′: 1 ♂.
Heliophanus flavipes (Hahn). b: 1 ♂.
Evophrys erratica (Walckenaer). g: 1 ♂, 1 juv.; a′: 1 ♂; e′: 2 ♀.
Evophrys petrensis C. Koch. p: 4 ♀.
Sitticus longipes (Canestrini). l: 1 ♀ juv.; o′: 1 ♂; q′: 7 ♀; r′: 1 ♂.
Sitticus rupicola (C. Koch). b: 2 ♂, 5 ♀, 3 juv.; g: 4 ♂, 5 ♀, 10 juv.; l: 1 ♂, 1 ♀; c′: 1 ♀; e′: 1 ♀; k′: 1 ♂, 1 ♀; y′: 1 ♀.
Salticus scenicus (Clerck). b: 2 ♀; b′: 1 ♀.
Phlegra fasciata (Hahn). b′: 1 ♀.
Evarcha arcuata (Clerck). e: 1 juv.; h′: 2 ♀, 2 juv.

Opiliones Laniatores.

***Scotolemon helveticus* Schkl. b: 2 St.

Opiliones Palpatores.

Liobunum rotundum (Latreille). b: 1 ♀.
Liobunum limbatum L. Koch. b: 1 ♂, 3 ♀; g: 1 ♂; a′: 1 ♂.
Dicranopalpus gasteinensis Doleschal. k: 1 juv.; o′: 1 juv.; s′: 2 juv.; t′: 1 juv.; v′: 2 juv.; w′: 1 pull.; z′: 1 juv.
Gyas titanus Simon. d′: 1 ♀.
Mitopus morio (Fabricius). b: 1 ♂, 2 ♀, 21 juv.; h: 1 ♀, 1 juv.; k: 1 juv.; n: 1 ♀; p: 3 juv.; c′: 2 juv.; d′: 2 juv.; e′: 1 St.; h′: 1 St.; m′: 1 ♀, 4 juv.; o′: 1 juv.; r′: 1 ♀, 1 juv.; u′: 2 ♀; w′: 5 ♀; z′: 1 ♀.
Strandibunus obliquus (C. Koch). k: 2 juv.; m: 3 ♂, 1 ♀, 2 juv.; p: 1 juv.; q: 1 juv.; o′: 1 ♀, 2 juv.; q′: 3 juv.; r′: 2 ♀; s′: 3 ♂, 4 ♀; t′: 1 ♀; v′: 1 ♂, 2 ♀, 1 juv.; x′: 1 juv.
Eudasylobus nicaeensis (Thorell). n′: 1 ♀ ?
Phalangium opilio Linné. b: 1 juv.; h′: 1 juv.
Platybunus pinetorum (C. Koch). b: 7 ♀; g: 1 ♂, 1 ♀; a′: 2 ♂, 2 ♀; c′: 1 ♀; i′: 2 ♀; l′: 1 ♀; m′: 1 ♀; p′: 1 ♂, 2 ♀; s′: 1 ♂; z′: 1 ♀.

Megabunus rhinoceros (Canestrini). o′: 1 St.
Nemastoma lugubre (Müller). m′: 1 ♂ juv., frisch gehäutet.
Nemastoma dentipalpe Ausserer. b: 3 ♂, 1 ♀; f: 1 ♂, 3 ♀; h: 5 ♂, 4 ♀; c′: 5 ♂, 13 ♀; h′: 1 ♂, 4 ♀; i′: 1 ♂, 1 ♀; l′: 3 ♂, 1 ♀; m′: 8 ♂, 10 ♀; n′: 1 ♀.
Nemastoma chrysomelas (Hermann). b: 1 ♂, 2 ♀; e: 3 ♀; p: 1 ♂; r′: 1 ♀.
Trogulus nepaeformis (Scopoli). h: 1 ad., 3 juv.; c′: 1 ad.; l′: 2 ad.

Pseudoscorpiones.

Roncus lubricus (L. Koch). b: 18 St.; d: 1 St.; e: 1 St.; h: 10 St.; c′: 12 St.; g′: 2 juv.; h′: 1 juv.; l′: 3 St.; m′: 3 St.; n′: 1 St.
Obisium muscorum Leach. l: 1 juv.
Obisium jugorum L. Koch. k: 1 St.

BEMERKUNGEN UND BESCHREIBUNGEN.

Lathys heterophthalma Kulczynski.

Totallänge ca. $1^{mm},8$; Cephalothorax ca. $0^{mm},8$ lang.

Die vordere Augenreihe ist gerade; die Mittelaugen sind punktförmig, klein; ihr Durchmesser ist kleiner als der Radius der Seitenaugen; ihr Intervall ist etwas grösser als dieses Mass, der Abstand von den letztern etwa gleich demselben (nach Kulczynski [1891, p. 161] sind die vordern Mittelaugen den seitlichen sehr genähert). Die hintere Augenreihe ist procurv; die Hinteraugen sind subegal; die mittleren vielleicht um ein weniges kleiner; auch die 3 Abstände sind annähernd gleich, fast einem Augendurchmesser gleichkommend, während Kulczynski nur den Augenradius als Abstand angibt. Wenn man den dunkeln Ring zum Auge mitrechnet, würde diese Angabe auf das vorliegende Exemplar passen. Der Clypeus ist etwa so hoch als der Durchmesser eines Seitenauges; er trägt am untern Rand 3 Borsten, eine mediane und je eine unter der Seitenaugenmitte; 3 ähnliche Borsten bilden auf jeder Mandibel etwas nach der Innenseite zu eine Längsreihe.

Die Kopfseiten sind hinten parallel, von der Mitte an nach vorn convergierend, und bilden vorn mit dem schwach convexen Clypeus deutliche, wenn auch abgerundete Ecken. Die Farbe und Zeich-

nung der Kopfbrust und des Hinterleibs stimmen in allen Einzelheiten mit Kulczynskis Beschreibung überein, ebenso die Gestalt der Epigyne; diese ist eine quere, etwa doppelt so breite als lange Grube mit etwas procurvem Vorderrand und 2 dunkleren punktförmigen Grübchen jederseits auf ihrem Grunde, die besonders unter Flüssigkeit gut sichtbar sind.

Peponocranium ? ludicrum (O. P. Cambridge).

Die Färbung der erbeuteten Weibchen ist sehr hell, am Vorderleib mehr ins Gelbliche, am Abdomen mehr ins Grauliche spielend; nur bei einem Exemplar ist der Seitenrand der Kopfbrust etwas dunkler. Die Metatarsen der Beine sind beträchtlich länger als die Tarsen; dagegen sind die Epigynen, wenn auch ähnlich, doch nicht vollkommen mit den Zeichnungen von Simon (1926, p. 331, fig. 553) und Bösenberg (*Die Spinnen Deutschlands*, Taf. XIX, Fig. 303) übereinstimmend.

?? *Oedothorax dubius* n. sp.

Cephalothorax 1^{mm} lang mit $0^{mm},7$ grösster Breite und $0^{mm},5$ am vordern Ende.

Bein I, $2^{mm},4$ (Femur 0,75; Patella + Tibia 0,75; Metatars 0,5; Tars $0^{mm},4$). Bein II, $2^{mm},2$ (0,6 + 0,75 + 0,45 + 0,4). Bein III, $1^{mm},95$ (0,55 + 0,7 + 0,4 + 0,3). Bein IV, $2^{mm},6$ (0,7 + 1 + 0,5 + 0,4).

Behaarung der Beine: An der Unterseite von Femur I bilden etwa 6 längere, abstehende Borstenhaare eine Längsreihe; ein längeres, aber dünnes Haar steht am obern, distalen Ende der Patella; die Oberseite der Tibia hat 2 lange, dünne Borstenhaare auf $^1/_5$ und $^3/_4$ der Länge und ein Sinneshaar etwas vor der Mitte; an der Unterseite stehen 5 bis 6 Paare längerer, feiner Haare; der Metatars hat oben ein Sinneshaar etwas jenseits der Mitte; die Klauen von Tars I haben keine deutlichen Kammzähne. An Bein II hat die Tibia 2 Sinneshaare, eines vor, eines hinter der Mitte. An Tibia IV sind bei grösseren Exemplaren oben 2 Stachelborsten, bei kleineren nur 1 zu sehen; im ersten Falle ist die der Basis benachbarte viel stärker entwickelt, lang aber fein; ausserdem finden sich noch etwa 5 Sinneshaare, die aber nicht streng in eine Linie geordnet sind. Das Sinneshaar am Metatars IV steht fast genau in der Mitte der Länge.

Die vordere Augenreihe ist leicht recurv; die obere Berührungslinie sogar deutlich, die untere kaum; die vordern Mittelaugen sind nur etwa halb so breit als der längere Durchmesser der ovalen Seitenaugen; die erstern sind von einander etwa um ihren Radius entfernt, aber um ihren Durchmesser von den Seitenaugen; die vordern Mittelaugen sind zusammen von einem dunkelbraunen Hof umgeben. Die hintere Augenreihe ist fast gerade, kaum recurv; die Hinteraugen sind gleichgross und fast äquidistant; die Abstände, besonders die seitlichen, sind mindestens gleich einem Augendurchmesser. Der Clypeus ist etwa so hoch als die Mittelaugenarea. Das Vorderende der Kopfbrust ist breit; ihre Profillinie bildet hinter den Augen eine ungebrochene Bogenlinie; diese steigt erst bis etwas vor der Mitte des Kopfteils beträchtlich an und senkt sich von dieser höchsten Stelle in annähernd gleichförmiger, schwächerer Wölbung bis zum Hinterende. Der Cephalothorax ist



FIG. 1.
Oedothorax dubius n. sp.
Epigyne.

gelbbraun, mit feinem, schwarzem Rand; er ist glänzend, besonders auf dem Kopfteil; die Retikulierung ist obsolet. Der Oberrand der Mandibelfurche hat 5 Zähne; der oberste derselben ist nur halb so lang als der nächste und von ihm durch eine grössere Lücke getrennt; die 4 folgenden stehen dicht gedrängt und nehmen nach dem distalen rasch an Grösse ab. Der Unterrand der Furche hat nur 4 viel kleinere Zähnchen, deren basales das grösste ist. Das Sternum ist nur in der Nähe der Ränder merklich retikuliert, sonst glänzend; das die Hüften IV trennende Hinterende ist schmaler als eine derselben. Das Abdomen ist hellgrau. Die Epigyne gleicht sehr derjenigen der *Oedothorax*-Arten; wie bei diesen ist ein hinteres, medianes Feldchen seitlich von 2 schwarzen, eingeritzten Linien begrenzt; entsprechend dem *Oedothorax retusus* convergieren diese

Linien nach vorn sehr stark; dagegen schimmern die Samentaschen bei der untergetauchten Epigyne nur sehr undeutlich durch; ausserdem sind auf der Fläche des medianen Feldchens noch 2 weitere, aber feinere und weniger deutliche Linien sichtbar, die zu den Grenzfurchen fast senkrecht stehen, nach hinten convergieren und bei einigen (oder allen ?) sich zu einer procurven, eingeritzten Linie vereinigen.

Trichoncus strandi n. sp.

Totallänge ca. $1^{mm},8$.

Die vordere Augenreihe ist fast gerade, die untere Augentangente ganz schwach procurv; die vordern Mittelaugen sind etwa halb so breit als die ovalen Seitenaugen; der Zwischenraum der Mittelaugen ist höchstens gleich deren Radius; der Abstand von den Seitenaugen ist etwas grösser, aber doch beträchtlich kleiner als der Mittelaugendurchmesser. Die hintere Augenreihe ist merklich rekurv; ihre Augen und deren Abstände sind subegal; letztere sind etwa gleich den Durchmessern oder etwas kleiner. Das Trapez der Mittelaugen ist etwa so lang wie hinten breit und etwa so hoch wie der Clypeus. Der Kopf ist gewölbt, glatt, die Brust retikuliert; zwischen Kopf und Brustteil ist die Profillinie eingesattelt. Ueber die Medianlinie von Kopf und Brust zieht sich eine Reihe gröberer, vorwärts gerichteter Börstchen; das Brustschild ist matt, an den Seiten retikuliert, mit zerstreuten, groben, abstehenden Börstchen bestreut, die auf Knötchen eingepflanzt sind. Der Oberrand der Klauenfurche hat 6 Zähne; der oberste ist kleiner als der nächste und schräger gestellt, auch durch eine grössere Lücke getrennt; die 3 folgenden sind unter sich an Länge wenig verschieden; der 5. und besonders der 6. ist beträchtlich kleiner. Die Stachelborste auf Tibia IV ist viel länger als der Glieddurchmesser; von ähnlicher Grösse ist die Borste am obern distalen Endrand der Patellen. Der Cephalothorax ist lehmfarbig, mit russigem Anflug; von letzterm frei ist ein Paar kleinerer ovaler Flecke vor dem hintern Kopfende, also etwas vor der Mittelritze, ferner 3 äusserst feine, kaum sichtbare Radiärlinien jederseits auf den Brustseiten. Die Mandibeln und Beine sind ziemlich hell lehmfarbig; die Tibien haben an der Basis einen helleren Ring; die Hüften sind schwach russ-schwarz überhaucht und haben unten einen schmalen, schwarzen Apikalrand; Maxillen und Labium haben dunklere Basis und weisslich

lehmfarbene Apikalhälften. Das Sternum ist merklich dunkler als die Hüften, russig kastanienbraun. Das Abdomen ist schwärzlich grau und ziemlich grob behaart. Das Geschlechtsfeld ist queroval, etwa doppelt so breit als lang; es ragt beträchtlich über die Bauchfläche empor; seine Fläche ist rauh, grob beborstet, braun; eine tiefe, schmale, spaltförmige Grube längs der Mitte zerteilt das Feld in 2 Backen; nahe vor dem Hinterrand wird diese Rinne

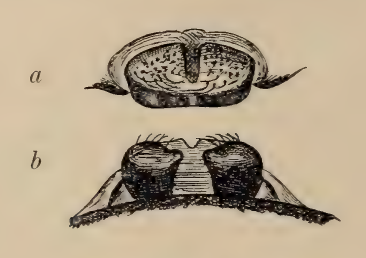


FIG. 2.

Trichoncus strandi n. sp.

a = Epigyne von unten; *b* = Epigyne von hinten.

undeutlich; die Hinterwand der Epigynenprotuberanz besitzt in der Mitte ein helleres, häutiges Feldchen, das sich von den harten, kastanienbraunen Seitenpartien deutlich abhebt; seine Ränder konvergieren gegen die Grenzkante von Hinter- und Unterseite des Geschlechtsfeldes; diese Kante ist in der Mitte durch das schmale Ende des Hinterwandfeldchens unterbrochen; die beiden so entstehenden Kantenecken sind abgerundet, tuberkelförmig.

? *Asthenargus perforatus* n. sp.

Die nachstehend beschriebenen Weibchen haben im Habitus grosse Aehnlichkeit mit *Asthenargus paganus* (Simon), unterscheiden sich aber nicht nur durch den Bau der Epigyne, sondern auch durch die Augenstellung und die Bezahnung der Mandibelklauenfurche, so dass die generische Zugehörigkeit ohne Kenntnis der Männchen nicht sicher entschieden werden kann.

Die Kopfbrust ist nach vorn nur wenig verschmälert, der Kopfteil hinter den abgerundeten Stirnecken breiter als die halbe Brustbreite. Die Profillinie zeigt nirgends eine abrupte Aenderung der Krümmung; sie ist etwas hinter den Augen am höchsten und geht

in allmählicher Verflachung der Wölbung in die hintere Abdachung über. Der Cephalothorax ist zwar glänzend, aber recht deutlich retikuliert, besonders an den Seiten der Brustpartie.

Die vordere Augenreihe erscheint etwas recurv, da die sehr kleinen Mittelaugen so stehen, dass die untere Berührungslinie der 4 Vorderaugen annähernd gerade, die obere deutlich zurückgebogen erscheint; die obere Tangente der Mittelaugen geht etwa durch die Centren der Seitenaugen; das Intervall der vordern Mittelaugen ist gering, etwa gleich dem Radius, der Abstand von den Seitenaugen nicht viel grösser. Die Reihe der Hinteraugen ist gerade; die Zwischenräume etwa gleich einem Augendurchmesser. Das Trapez der Mittelaugen ist schätzungsweise eher etwas länger als hinten breit.

Der Clypeus ist etwas höher als das Augentrapez, die Mandibeln mindestens doppelt so lang und wie der Clypeus deutlich reticuliert. Der Oberrand des Klauenfalzes hat 5 Zähne; aber der apicale ist äusserst klein, nur etwa halb so lang und dick als sein Nachbar und diesem sehr genähert. Wie üblich ist der basale Zahn etwas weiter abstehend und kleiner als der grösste, zweite.

Das Sternum ist etwa so lang wie breit, ziemlich gewölbt; das Hinterende ist schmaler als eine der Hüften IV lang; die Oberfläche der Brustplatte ist deutlich retikuliert und beborstet, aber glänzend.

An sämtlichen Beinen sind die Metatarsen kaum länger als die Tarsen. An Metatars IV finde ich kein Hörhaar; die Stachelborste auf der basalen Partie der Tibiaoberseite ist wie diejenige am Ende der Patella sehr lang, aber fein und dünn; auf der distalen Hälfte der Tibiaoberseite tritt ein Hörhaar an Stelle der Seta.



Fig. 3.

Asthenargus perforatus n. sp.

a = Epigyne von unten; *b* = Epigyne von der Seite.

Die relativ grosse Epigyne ist eine braune, dreieckige Platte; ihre Spitze ragt nach hinten über die Bauchfalte vor und ist in ein kurzes, an Länge etwas veränderliches Stäbchen ausgezogen. Betrachtet man dieses von der Seite, so sieht man, dass es sich spangenartig gegen die Bauchfläche umbiegt und nach vorn zwischen letztere und Epigynenplatte sich einschiebt; durch die Oeffnung an der Umbiegungsstelle kann man von der Seite durchsehen. Von hinten betrachtet, erkennt man zwei Höhlen, die unter die Epigynenplatte führen. Unter Flüssigkeit schimmern 2 braune, parallel gerichtete, in der Mittellinie zusammenstossende Samengänge durch, deren gerundete Enden den Vorderrand der Epigynenplatte erreichen; neben diesen, etwas weiter hinten, ist jederseits eine unscharf begrenzte, schwärzliche Samentasche erkennbar.

Färbung: Der Cephalothorax und die Extremitäten sind hell lehmbraun, die distalen Glieder der Palpen und Beine etwas dunkler als die basalen. Das Sternum ist etwas weisslicher als die Hüften, das Abdomen weisslichgelb oder hellgrau.

Totallänge etwa $1^{mm},5$.

Möglicherweise gehören die eben beschriebenen Weibchen zu einer schon bekannten Art, etwa zu *Asthenargus placidus* oder *longespina*, deren Weibchen nach Simon noch unbekannt sind.

Lephthyphantes sp.

Ein leider durch Eintrocknen arg beschädigtes Weibchen einer *Lephthyphantes*-Art zeichnet sich einesteils durch seine geringen Körperdimensionen, vor allem aber durch charakteristische Form der Epigyne aus. Der weisslich-lehmfarbene Clavus der letztern ist

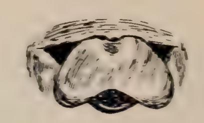


Fig. 4.
Lephthyphantes sp.
Epigyne von unten.

breit trapezförmig, vorn wenig, hinten breit winklig eingebuchtet; diese Einbuchtung ist grösstenteils durch die breite Columella ausgefüllt; diese liegt dem Clavus so dicht an, dass sie, unter Flüssigkeit betrachtet, ein Teil des letztern zu sein scheint, wodurch

der Hinterrand des Clavus dreilappig aussieht; er ist übrigens wenig über die Bauchfläche erhaben und verdeckt die Seitenpartien der Epigyne vollständig; der trockene Clavus erinnert an denjenigen von *L. lepidus*, ist aber relativ viel breiter.

Die Kopfbrust ist trüb lehmbraun, gegen die Ränder schwärzlich; die Beine sind weisslichgelb, wogegen die langen, schwarzen Stachelborsten stark kontrastieren. Der Hinterleib ist bleigrau.

Lephthyphantes ? monachus Simon.

Totallänge ca. $2^{mm},7$; Cephalothorax ca. $1^{mm},2$.

Die Bestachelung ist grösstenteils abgerieben; noch feststellbar sind: An Femur I eine lange Stachelborste etwa in der Mitte der vordern, obern Kante; die folgenden Femora sind oben stachellos; alle Patellen haben am distalen, obern Endrand die bekannte Stachelborste. Die Tibia I hat oben 1-1 Stachel (einen im proximalen Viertel und den andern im distalen Drittel), ausserdem vorn-oben noch einen im distalen Viertel und unten einen etwa in der Mitte. Der Metatars I zeigt einen Stachel oben im proximalen Viertel, einen nur wenig weiter distal an der Vorderseite und einen dritten an der Unterseite; auch dieser ist noch vor der Mitte des Gliedes angewachsen. Die Tibia II hat oben 1-1, vorn und hinten auch 1-1, doch ist von diesen letztern der distale klein und kaum mehr als Stachelborste zu bezeichnen. Der Metatars II hat eine Stachelborste oben und eine vorn im proximalen Drittel. Bein IV ist abgerieben.

Die hintere Augenreihe ist gerade oder vielleicht ganz minim recurv; die hintern Mittelaugen sind kaum grösser als die seitlichen; ihr Zwischenraum ist kleiner als der Augendurchmesser, doch etwas grösser als der Radius; der Abstand von den seitlichen ist annähernd gleich dem Durchmesser der letztern.

Kopfbrust, Mundteile, Hüften und Beine sind lebhaft hell lehmgelb, etwas orange getönt; das Sternum und der Bauch sind dunkelgrau, der Hinterleib heller grau, an den Seiten mit kleinen, weissen Sprenkeln; seine Oberseite ist trübweiss; durch die Vorderhälfte zieht sich eine ziemlich verwaschene, schmale, graue Medianbinde bis etwas hinter die Mitte; auf der hintern Hälfte finden sich 3 graue Winkelbinden, deren Spitzen nach vorn schauen; der mediane Längsstrich reicht bis zur Spitze der 2. Winkelbinde, verbindet also die erste und zweite mit einander. Man kann auch das Weisse

als Fleckung auffassen; dann ist die Vorderhälfte des Rückens ausgefüllt durch 1 Paar subtrigonaler Längsflecke; in der Mitte oder etwas dahinter folgt eine median unterbrochene Winkelbinde bezw. 2 schräggestellte, nach vorn konvergierende Flecke, auf die dann schliesslich noch 2 an Grösse abnehmende, median nicht unterbrochene Winkel folgen; das Grau der Seiten bildet um diese

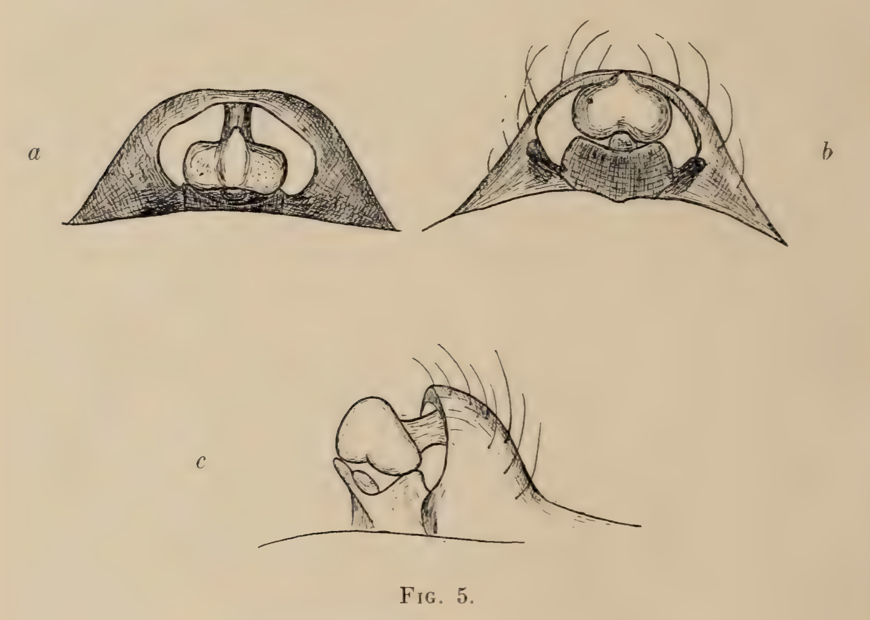


FIG. 5.

Lephthyphantes monachus Simon ?

Epigyne: *a* von unten, *b* von hinten, *c* von der Seite.

vorwiegend weissliche Dorsalarea einen deutlichen Rahmen. Der Epigynenkörper ragt als grosser und breiter Zapfen fast senkrecht und recht beträchtlich aus der Bauchwand hervor; die Epigynengrube ist mehr auf die Hinterwand verschoben; der Vorderrand der Grube erhebt sich scharf über den Scapusstiel; letzterer ist relativ lang und dünn; der Scapusendteil hebt sich vom schmalen Stiel als breite, querovale, etwas unebene Platte ab; die Hinterwand der Epigynengrube wird wie gewöhnlich gebildet durch die breite Basalplatte des wohlentwickelten Zäpfchens; 2 kleinere, muschelförmige dunkle Seitenteile liegen tiefer in der Grube verborgen.

Zelotes aeneus Simon.

De Lesserts Figuren 51 und 52 von *Prosthesima aenea* (1910, pag. 61) passen vorzüglich zu dem vorliegenden Exemplar, aber ebenso Simons Figur 316 von *Zelotes longipes* (1914, pag. 160), dagegen ist die Art, die Kulczynski (1891, Taf. VIII, Fig. 32) und de Lessert (1910, p. 65, Fig. 56) *Prosthesima longipes* nennen, wenigstens das Männchen, sicher eine andere Species, und Simon zitiert (1914, p. 216) Kulczynskis *P. longipes* irrtümlich als übereinstimmend.

Scotolemon helveticus Schenkel.

Von dieser interessantesten Form der Spinnenfauna von Bedretto wurden leider im Jahre 1928 keine neuen Exemplare gefunden, obschon die Umgebung der vermutlichen Fundstelle und die Klüfte der am rechten Tessinufer anstehenden Dolomitfelsen

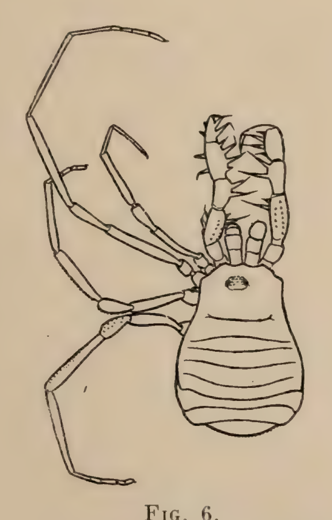


Fig. 6.

Scotolemon helveticus Schenkel.
Körper von oben.

mehrfach untersucht wurden. Da mir seinerzeit die Tiere beim Fang nicht auffielen, ist nicht mehr ersichtlich, ob sie unter Steinen oder in Detritusgesiebsel erbeutet wurden. Zu der Beschreibung (1928, p. 47, Fig. 1-3) wurde nur ein Palp und eine Mandibel abgebildet.

BERICHTIGUNGEN.

Meine frühere Angabe (1918, p. 82) über eine schweizerisches Vorkommen von *Lephthyphantes alutacius* Simon beruht auf einer unrichtigen Bestimmung, verursacht durch ungenügende optische Ausrüstung. Die fraglichen Tiere sind lebhaft gefärbte *Lephthyphantes pallidus* (Cambr.).

In meiner Arbeit über Spinnen von Saas-Fee (1927) ist leider ein ärgerlicher Fehler bei allen Korrekturen unbeachtet geblieben: *Gongylidiellum tenerum*, pag. 246, wollte ich eigentlich *G. exiguum* benennen; so ist sie auch in der Artenliste, p. 227, bezeichnet. Da aber der erstere Name über der Beschreibung steht, wird er wohl gültig sein.

VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR.

1891. Chyzer, C. und Kulczynski, L. *Araneae Hungariae*, Tome I.

1910. Lessert (de), R. *Araignées*, in: Catalogue des Invertébrés de la Suisse, Fasc. 3.

1923. Roewer, C. F. *Die Weberknechte der Erde.* Jena,

1918. Schenkel, E. *Neue Fundorte einheimischer Spinnen.* Verh. Naturf. Ges. Basel, Bd. 29.

1925. —— *Beiträge zur Kenntnis der schweiz. Spinnenfauna.* Rev. suisse Zool., Vol. 32.

1926. —— *Beitrag zur Kenntnis der schweiz. Spinnenfauna.* Rev. suisse Zool., Vol. 33.

1927. —— *Id.* III. Teil: *Spinnen von Saas-Fee.* Rev. suisse Zool., Vol. 34.

1928. —— *Ueber einen schweiz. Vertreter der Opiliones Laniatores.* Zool. Anzeiger, Bd. 78, Heft 1/2.

1914. Simon, E. *Les Arachnides de France*, Tome VI, 1. Teil.

1926. —— *Id.*, Tome VI, 2. Teil.

Tome 36, nº 2. — Mars 1929.

Etude sur les Cataglyphis

par le

Dr F. SANTSCHI

Avec la planche 1.

I. INTRODUCTION

Les Fourmis du genre *Cataglyphis* ont ma prédilection parce qu'elles paraissent entre toutes intelligentes, ou, si l'on aime mieux, parce qu'elles ont le plus d'aptitude à varier leur comportement selon les circonstances. Alertes, actives, d'une vivacité remarquable, elles sont de grandes chasseresses et de ce fait utiles à l'agriculture. Tandis que d'autres espèces carnassières sont encore nuisibles parce qu'aphidicoles, les *Cataglyphis*, elles, semblent négliger l'élevage des pucerons, du moins celles que j'ai pu observer. On devrait donc apprendre aux agriculteurs à les connaître pour les protéger.

Rien n'est plus attrayant que de les voir par une chaude journée, alors qu'elles possèdent tous leurs moyens, courir de tous côtés, l'abdomen fièrement relevé, à la recherche de leur proie. A la fois prudentes et courageuses, elles l'attaquent avec succès sachant au besoin agir en commun pour obtenir la victoire ou abandonner le combat qui risque de tourner à leur désavantage.

Il est touchant de voir, si l'on détruit leur nid, avec quelle téméraire ardeur elles déblaient la terre pour délivrer leurs compagnes ensevelies. La présence de l'homme qui souvent les inquiète et les

fait fuir devient indifférente dans ce danger général. C'est alors que pour dégager la porte du nid ou creuser les galeries dans un terrain qui s'écroule ainsi que dans le sable, elles se servent de leurs pattes antérieures avec une telle dextérité que ces matériaux sont lancés loin derrière, en un jet continu.

D'autre part l'adaptation de la plupart des *Cataglyphis* aux sols sablonneux a nécessité une modification des organes buccaux pour le transport facile du sable qui sans celà serait insaisissable pour des mandibules ordinaires. Donc celles-ci, l'épistome et les palpes maxillaires sont frangés de longs poils qui, lorsque ces organes sont convenablement disposés, forment une sorte de corbeille tout à fait suffisante pour retenir tous les grains de sable. J'ai nommé cet appareil psammophore, c'est-à-dire porte sable. On le retrouve avec différentes modifications chez des genres de fourmis très éloignés par leurs autres caractères, mais ayant toutes des mœurs arénicoles.

Chez le *Cataglyphis bombycinus* cette adaptation est poussée au point d'avoir constitué une caste spéciale de fourmis nommées assez improprement soldats et qui sont en réalité de précieux mineurs. Pourvus d'énormes mandibules en forme de faux et frangées sur leurs deux bords de poils raides (fig. 35), ces grands ouvriers peuvent creuser et porter de bien plus grandes masses de sable que ne le font les ouvrières ordinaires. Aussi, grâce à ce merveilleux outillage, cette espèce vit si aisément au milieu des sables mouvants, là où tant d'autres fourmis végètent ou succombent, qu'on la rencontre communément d'un bout à l'autre du Sahara où la dune prédomine. Vêtues d'une brillante pelisse de soie argentée, les petites ouvrières y courent avec une rapidité inouïe. Il faut être leste et adroit pour les capturer avec la main sur ces sols brûlants et ce n'est guère qu'avec le filet à papillons qu'on y parvient. Mais les grands ouvriers ne sortent pas du nid. Ils ne servent donc pas comme chasseurs de proie et si, par hasard, leur outil de travail se change en arme de combat, ce ne peut être que pour la défense occasionnelle et intérieure de la fourmilière, lorsque celle-ci est attaquée par les *Dorylus* ou autres animaux. Je les soupçonne même assez embarrassés et maladroits pour lutter dans leurs étroites galeries au moyen de leurs longs sabres, et là encore les simples ouvrières peuvent rendre de meilleurs services avec leurs mandibules courtes mais aiguës. En définitive ce soi-disant soldat, si formidablement armé, représente un utile mineur, un paisible travailleur.

Tandis que chez la plupart des Fourmis, le mariage a lieu en un vol parfois très élevé, chez les *Cataglyphis*, ou pour le moins chez certains d'entre eux, ce vol nuptial est remplacé par une course nuptiale, ainsi que l'exprime Karawaiew. J'ai depuis longtemps observé ce fait chez *C. bicolor nodus* v. *desertorum* For. qui niche communément dans les murs des vieilles maisons de Kairouan. En mai, de nombreux mâles courent sur les rues ou le long des murs à la poursuite des femelles, n'utilisant un vol bas et court que pour la fuite quand ils se sentent poursuivis. Cependant, j'ai aussi vu le *C. bicolor* au sommet du Djbel Trozza, 1000 m., voler aisément et assez haut. Il y a donc des différences selon les espèces et j'ai décrit sous le nom de *C. théryi*, un mâle ergatomorphe (corps d'une ouvrière avec l'armure génitale mâle) provenant du Maroc et appartenant au groupe du *C. albicans*. Là, les ailes ont complètement disparu et la course nuptiale est devenue de rigueur.

Dois-je encore rappeler que c'est sur les *C. desertorum* et *albicans* que j'ai obtenu les plus intéressants résultats dans mes expériences sur l'orientation sidérale des Fourmis ? Fourmis des steppes et des déserts, il leur faut des repères lointains pour guider leur retour au nid, les astres, comme je l'ai montré (1923) leur en fournissent le moyen.

Parmi les divers Myrmecophiles inféodés aux *Cataglyphis*, le plus intéressant est le *Thorictus*. Ce petit coléoptère, loin de nuire aux fourmis comme on l'a cru jusqu'ici, en suçant leur sang à travers le scape, où il se fixe ordinairement par ses mandibules et son épistome spécialement échancré, n'utilise cette façon de faire que comme un curieux moyen de transport. Leur nourriture ne consiste qu'en débris organiques abandonnés ainsi que l'ont montré dernièrement Reichensperger (1926) et Banck (1927).

II. HISTORIQUE

Créé en 1850 par Förster sur le ♂ de *C. fairmairei* Först. (= *megalocola* Först. = *bicolor* Fabricius) le genre *Cataglyphis* a d'abord été réservé aux ♂, tandis que les ☿ et ♀ restaient affiliées au genre *Formica*. En 1855, Mayr distingue les ouvrières auquel il donne le nom de *Monocombus* en prenant pour type la *Formica viatica* Fabricius alors confondue avec le *C. bicolor*. Mais c'est Nylander qui le premier (1856) reconnait l'identité des ☿♀ et du ♂ qu'il laisse

sous le nom de *Monocombus*, pris comme sous-genre de *Formica*, ignorant sans doute le nom plus ancien de *Cataglyphis*. Mais voilà que la nomenclature se complique. EMERY et FOREL, dans leur Catalogue des fourmis d'Europe (1879) font tomber à la fois les noms de *Cataglyphis* et de *Monocombus* pour admettre celui de *Myrmecocystus* Wesmael (1838). Ces auteurs furent sans doute induits à ce rapprochement par ROGER (1862, p. 254) et MAYR (1862, p. 701) lesquels avaient, au contraire, rapporté les *Myrmecocystus* américains au *Cataglyphis* de l'ancien monde, en leur donnant ce dernier nom, ignorant de leur côté celui plus ancien de WESMAEL.

C'est donc pendant un tiers de siècle que le nom de *Myrmecocystus* servit à désigner les fourmis qui nous occupent et c'est à WHEELER (1908, p. 346) qu'est due la première idée de restitution du nom de *Cataglyphis*, mais timidement comme sous-genre; idée qu'en 1912 EMERY compléta en séparant définitivement les genres *Cataglyphis* de *Myrmecocystus*.

Il n'est pas difficile de comprendre la cause de la longue confusion entre ces deux groupes. Dérivés déserticoles du genre *Formica*, ils ont évolué parallèlement en s'adaptant à leurs milieux similaires, ce qui leur a valu un aspect de grande analogie. Cependant, le groupe américain a donné naissance à l'intéressante caste des Fourmis réservoir à miel, caste qui manque complètement dans l'autre groupe. Il a gardé la forme arrondie du stomate épinotal tandis que celui-ci est devenu très allongé chez les *Cataglyphis*.

C'est à C. EMERY (1906) que nous devons la première et unique monographie sur les *Cataglyphis*. L'auteur y fait faire un grand pas dans la connaissance de ces fourmis, surtout dans leur distinction spécifique basée sur l'appareil copulateur des mâles et les palpes maxillaires. On y trouve aussi la description de nombreuses races et variétés nouvelles. La distinction du *C. bicolor* d'avec le *C. viatica*, jusque-là confondus, est peut-être le point le plus important de ce travail, point qui a donné lieu à une courte controverse entre FOREL (1908 *a*, p. 14) et EMERY (1908) et sur lequel je reviendrai.

Il n'y a plus eu depuis lors que des descriptions d'espèces, races et variétés nouvelles et la création des sous-genres *Machaeromyrma* et *Paraformica* par FOREL. Le premier pour le *C. bombycinus* Rog. basé sur la présence des soldats ou grands ouvriers mineurs, le second pour *C. emmae* For. basé sur l'allure, caractère biologique intéressant, mais critiquable en systématique.

Occupé de la détermination de quelques nouvelles formes de *Cataglyphis* de l'Afrique du Nord, je me suis laissé entraîner à en faire une révision partielle. Je veux dire que la présente étude s'étend plus particulièrement sur le groupe des grandes espèces désignées « groupe *C. viatica* » par EMERY dans son Catalogue des Myrmicines, 1925. Le temps me manquant pour étendre aux petites espèces le cadre de ce travail, je me réserve d'y revenir ultérieurement pour le compléter.

III. SYSTÉMATIQUE DES SOUS-GENRES

En reprenant l'examen des palpes maxillaires commencé par EMERY, j'ai pu me convaincre que ces organes se rapportent à deux formules différentes et constantes, chacune d'elles correspondant à une forme spéciale du pétiole, d'où une division possible du sous-genre *Cataglyphis* Forel en deux nouveaux sous-genres:

1. Sous-genre **Cataglyphis** (Förster) sens strict.

Type: *Formica bicolor* Fabricius.

Pétiole nodiforme chez l'☿, parfois squamiforme chez la ♀ *(C. albicans)*. Article 4 des palpes maxillaires plus long ou aussi long que le troisième et que l'ensemble des cinquième et sixième. Ce dernier toujours notablement plus court que le précédent (Fig. 30, 33).

Ce sous-genre est le plus différencié. Il comprend le *C. bicolor*, ses nombreuses variétés et sous-espèces, et *C. adenensis* For. tous ayant le nœud du pétiole arrondi dessus et la taille généralement grande; puis le *C. albicans* Rog., ses races et variétés, formes plus petites, à sommet du pétiole plus ou moins anguleux.

2. Sous-genre **Monocombus** (Mayr) (1855) (fig. 30, 34, 18 à 26, 28, 29).

Type: *Formica viatica* Fabricius.

Pétiole squamiforme, rappelant celui du genre *Formica*. Quatrième article des palpes maxillaires plus court que le précédent, long comme l'ensemble des deux suivants lesquels sont subégaux. Poils du troisième article pas notablement allongés. Pas de soldats.

Espèces: *C. viatica* F., *gaetula* n. sp., *mauritanica* Em., *altisquamis* André, *foreli* Ruzs., *hispanica* For.; toutes de grandes espèces à gastre mat. Puis *C. cursor* Fonsc., *frigida* André, *pallida* Mayr,

emeryi Karaw., *karawaiewi* Sants., *pilosus* Kusn., espèces ordinairement petites, à gastre lisse.

Ce sous-genre a beaucoup d'affinités avec le g. *Formica* surtout avec plusieurs formes du sous-genre *Proformica* Ruzs. décrites dernièrement par Kusnezow (1926, 1927, 1928) et dont la distinction générique ne repose plus guère que sur la longueur respective des articles du funicule et les macrochètes du mentum.

3. Sous-genre **Machaeromyrma** (Forel) 1916 (fig. 32, 35).

Type *Formica bombycina* Roger.

Quatrième article des palpes maxillaires bien plus long que l'ensemble des deux derniers réunis. Articles trois et quatre pourvus de très longs poils (aussi longs que la moitié de l'article, fig. 32). Un soldat à grandes mandibules chez une espèce (peut-être aussi chez *C. lucasi* Em.). Reste des palpes et écaille comme chez *Monocombus*.

Deux espèces admirablement adaptées au désert éolien, *C. bombycina* Rog. et *C. lucasi* Em.

4. Sous-genre **Paraformica** Forel (1915).

Type: *Formica (Proformica) emmae* Forel (1909).

Le seul caractère qui distingue cette espèce des *Monocombus* est qu'elle ne relève pas le gastre en marchant: mais, comme j'ai pu l'observer moi-même à Tozzeur, son allure est assez rapide quand la température est suffisamment haute. C'est donc à regret que j'inscris une coupe basée sur un caractère non morphologique.

IV. DESCRIPTION DES ESPÈCES

Cataglyphis (Monocombus) viatica F. v. *velox* n. var. (fig. 6, 34).

☿. Diffère du type par la couleur des pattes qui sont rouges ou d'un rouge à peine plus foncé que le thorax (et non noires comme chez le type) chez les grandes et moyennes ouvrières. Ce n'est que chez les toutes petites ouvrières que le thorax et les pattes s'obscurcissent plus ou moins, (tandis que chez les moyennes ouvrières du type ces parties sont déjà fortement assombries. Le pétiole est plus long à la base, plus triangulaire et le sommet moins largement arrondi. Pilosité rare ou absente comme chez le type. Du reste semblable.

Espagne: Séville (De la Fuente, Dusmet), 5 ☿. — *Idem* (Noualhier), 2 ☿ au Muséum de Paris.

Cataglyphis (Monocombus) viatica F. st. *mauritanica* Em. (fig. 18, 23).

☿. Long: 5^{mm} à 10^{mm}. Chez la grande ouvrière les hanches sont presque aussi claires que le thorax et la tête. Les cuisses et l'écaille d'un rouge brunâtre plus foncé, mais pas si obscur que chez les variétés suivantes. Le gastre est noir et mat. Chez l'ouvrière moyenne les pattes, le pétiole et le thorax s'obscurcissent plus fortement pour devenir presque entièrement noir brunâtre chez les plus petites ouvrières. Une partie du front reste parfois rougeâtre chez celles-ci. Dessus du thorax glabre, très rarement un poil isolé sur le pronotum ou l'épinotum. La face déclive de ce segment forme un angle ouvert avec la face basale comme chez la femelle.

♀. Long: 9^{mm} à 10^{mm},5. Rouge foncé. Mandibules, bout du funicule, pattes et gastre d'un brun plus ou moins foncé, souvent des bandes transversales plus claires sur ce dernier. Mate, gastre lisse et luisant, sans pubescence. Pilosité dressée presque nulle sur le corps, seulement concentrée vers la bouche et le bout du gastre. Tête rectangulaire, longue de 2^{mm},3 sur 2^{mm},1 de large. Les angles postérieurs plus brèvement arrondis et le bord postérieur plus droit que chez l'ouvrière. Scape long de 2^{mm},4. Thorax large de 1^{mm},7 au pronotum. Profil du pronotum d'un quart plus haut que celui du mésonotum. Epinotum plus haut que long, la face déclive assez oblique, environ le double plus longue que la basale avec laquelle elle fait un angle ouvert de 120° à sommet arrondi. Ecaille bien plus haute que large à la base, le sommet aminci, échancré et légèrement incliné en arrière; la face antérieure convexe, la postérieure plus ou moins concave, la base longue et épaisse. Gastre long de 3^{mm},3 chez la reine. L'ouvrière diffère du type *C. viatica* F. d'Espagne par sa tête plus large et moins arrondie derrière.

Tunisie: Le Kef (D[r] Normand), ☿♀. — Garn el Fayat, ☿♀. — Tunis, ☿, Tebourba, ☿ (Santschi). — Beja (Forel) — Algérie, ☿♀. (Collection André, au Muséum de Paris.)

Cataglyphis (Monocombus) viatica F. st. *mauritanica* Em. v. *opaciventris* n. v. (fig. 24, 28).

☿. Rouge. Pattes et écaille brun noirâtre. L'écaille obscure et un peu plus épaisse que chez le type.

♀. Rouge. Pattes brunes. Gastre noir et mat. plus fortement réticulé chagriné en travers que chez le type. L'angle de l'épinotum

plus ouvert et plus largement arrondi. L'écaille un peu plus mousse au sommet, qui n'est pas incliné en arrière. Pubescence du gastre très clairsemée.

♂. Noir avec le gastre roux et les côtés brunâtres. Tibias et tarses brun-rouge foncé. Le stipe est un peu plus étroit que ne le dessine Emery (1906, p. 183). Quelques poils courts sur l'épistome, le reste du corps glabre.

Tunisie: Le Kef, 900 m. (Dr Normand), ☿♂♀. — Djebel Serge, 1200 m. (Santschi), ☿.

Cataglyphis (Monocombus) viaticus F. st. *mauritanica* Em. v. *occidentalis* n. var. (fig. 19 et 25).

☿. Les pattes et le gastre noirs comme chez *opaciventris*, mais l'écaille reste rouge comme le thorax. L'épinotum a quelque fois quelques courts poils dressés. Pubescence du gastre très courte et bien plus clairsemée que chez *mauritanica* type. Les petites ouvrières sont moins obscurcies que chez ce dernier. Ecaille un peu plus épaisse.

♀. Rouge avec les côtés du thorax et l'écaille largement tachés de brun noirâtre. Pattes postérieures noires ainsi que le gastre qui est submat ou mat comme chez *opaciventris* et sans rides. Face déclive de l'épinotum pileuse. Bord postérieur de la tête plus convexe que chez *mauritanica* type, les angles plus arrondis. L'écaille est plus mince vers le sommet, lequel est échancré.

Maroc: Ain Leu. — Azrou (Théry), ☿♀, types. — Marakech (Dr Nadig), ☿. — Route de Marakech (Vaucher), ☿. — Environs de Settat (V. Laboissière), ☿. — Azrou, Fez (Ch. Alluaud), ☿.

Cataglyphis (Monocombus) viatica F. st. *mauritanica* Em. v. *tonsilis* n. var. (fig. 21).

☿. Long: 6^{mm} à 11^{mm}. ☿ minor noire avec les antennes, mandibules et tarses plus ou moins brun noirâtre. ☿ major noire avec tête, antennes, dessus du thorax et tibias rouge foncé. ☿ media, seule une partie de la tête, le dessus du pronotum et parfois du mésonotum sont rouge foncé. Glabre, pas de poils sur la tête ni sur l'écaille. Mate. Mandibules, dessous de la tête, tibias et tarses luisants.

Tête et thorax comme chez *mauritanica* mais avec un épinotum plus court et un peu plus haut. L'écaille est plus haute et surtout bien plus épaisse au sommet, où elle n'est pas beaucoup moins épaisse qu'à la base chez la grande ouvrière. Chez les ouvrières

moyennes et petites, l'écaille est plus distinctement conique. Du reste, comme chez *mauritanica*, mais avec une tendance vers *C. gaetula* Sants.

♀. Long: 11^{mm}. Dessus de la tête, mésonotum et scutellum rouge clair. Reste de la tête, du thorax, écaille et tarses rouges plus ou moins sombre. Gastre et pattes noirs. Diffère de *mauritanica occidentalis* par sa tête un peu plus courte, la face déclive de l'épinotum moins fortement oblique et glabre. L'écaille plus haute et plus épaisse au sommet. Elle est un peu plus épaisse et bien moins haute que chez *gaetula* Sants.

♂. Long: 11^{mm}. Corps et appendices noirs. Gastre entièrement fauve roussâtre. Milieu de l'épinotum et dessus du gastre un peu luisants. Mandibules et pattes luisantes. Une abondante pilosité sous le gastre, le reste glabre. L'écaille est plus épaisse au sommet et un peu plus haute que chez *mauritanica* Em. mais bien plus basse que chez *gaetula*.

Maroc occidental, de Ksar-el-Kbir à Zarjouka (Buchet, 1901), 6 ☿, 1 ♀, 1 ♂ au Muséum de Paris.

Cataglyphis (Monocombus) gaetula n. sp. (fig. 20, 22, 29).

☿. Long: 6^{mm} à 11^{mm}. Rouge sombre. Gastre, écaille, pattes, épinotum et côtés du thorax noirâtres, même chez les grandes ouvrières, qui sont mates. L'épinotum a de 4 à 10 poils dressés assez longs comme chez *hispanica* For., mais le sommet de l'écaille est glabre. Le bord postérieur de la tête est plus droit, les angles plus brièvement arrondis que chez *mauritanica*. Milieu du bord antérieur de l'épistome transversal ou légèrement échancré. Mandibules striées de 5 dents. Le sillon frontal atteint l'ocelle médian comme chez *mauritanica* (il ne l'atteint pas chez *bicolor*). L'épinotum est plus élevé, ses deux faces formant un angle plus fermé, plus voisin de l'angle droit que chez *mauritanica*, avec le sommet très arrondi. L'écaille est plus haute et plus épaisse au sommet. Pattes plus longues. Chez le *C. hispanica* For. la pilosité est plus abondante, l'épinotum plus bas et l'écaille plus épaisse et moins haute.

♀. Long: 12^{mm}. Bien plus robuste que chez *mauritanica* Em. Tête longue de 3^{mm},1 sur 2^{mm},5 de large. Thorax large de 3^{mm},2. Gastre large de 3^{mm},9. Ailes antérieures 8^{mm}. Tibias postérieurs 4^{mm}. Couleur comme chez l'ouvrière major. La pubescence grisâtre assez dense sur le gastre à partir d'une ligne médiane assez apparente.

Pilosité dressée un peu plus abondante que chez l'ouvrière, présente sur le mésonotum. Ailes enfumées avec de grosses nervures brunes.

Tête légèrement plus large devant les yeux. L'épinotum est presque cubique, sa face déclive bien plus abrupte que chez *mauritanica*. L'écaille plus haute et moins amincie au sommet. Celui-ci presque aussi large qu'à la base et faiblement échancré (plus étroit chez *mauritanica*). Gastre plus arrondi.

♂. Long: 11^{mm} à 12^{mm}. Noir. Gastre et pattes roux brunâtre. La base des cuisses rembrunie. Mat. Quelques poils dressés sur la tête, l'épistome, le vertex et le gastre, plus longs sur les stipes, absents ailleurs. Tête presque aussi large derrière que longue, plus courte et plus rétrécie devant que chez *mauritanica*. Mandibules de deux dents. Face déclive de l'épinotum beaucoup plus abrupte que chez *mauritanica*, deux fois plus longue que la basale avec laquelle elle fait un angle beaucoup moins ouvert. L'écaille est bien plus haute et beaucoup plus régulièrement amincie de la base au sommet. Ce dernier, au contraire plus étroit et plus aminci que chez *mauritanica*. L'armure génitale ressemble beaucoup à celle de cette espèce, la lacina relativement un peu plus courte et les stipes au contraire plus allongés.

Maroc: Bir Rechid (A. Thiéry), ☿♀♂ (types).

Cataglyphis (Monocombus) gaetula Sants. v. *pilisquamis* n. var.

Diffère du type par sa pilosité un peu plus abondante sur le corps, et dressée au sommet de l'écaille. Celle-ci est en outre plus épaisse à la base et sa face antérieure plus convexe. Il y a aussi quelques poils dressés sous la tête vers la gula. Epinotum plus arrondis mais la face déclive aussi abrupte que chez *gaetula* type. La tête est un peu plus large et la couleur plutôt plus foncée sur le thorax.

Maroc: Oued Isli (Dr A. Nadig), 3 ☿. Ma collection.

Cataglyphis (Monocombus) altisquamis André.

Le type et deux cotypes de cette espèce des collections André et Abeille de Perrin m'ont été communiqués par le Muséum de Paris. Ils correspondent exactement à la figure qu'en donne Emery (1906, p. 182) et qui est plus fidèle que celle d'André (1882, pl. IX, fig. 7). Ils sont noirs: la tête, un peu rougeâtre chez les cotypes qui sont un peu plus petits, a une tache d'un rouge plus sombre chez le type. Les mandibules, antennes et pattes sont d'un brun

rougeâtre. Mats, avec les appendices et le dessous du gastre assez luisants. Les couleurs indiquées par ANDRÉ dans sa description de 1882, p. 169, sont celles du *C. mauritanica* Em., mais sa description initiale de 1881, p. 156, est exacte et suffisante.

D'après ABEILLE DE PERRIN qui a récolté ces fourmis, elles grimperaient sur les chênes. Celà n'a rien d'anormal: j'ai vu souvent le *C. bicolor nodus* v. *desertorum* monter sur des plantes pour en lécher les sucs ou pour chasser.

Cataglyphis (Monocombus) cursor Fonsc. st. *aenescens* Nylander, 1849, p. 37.

Syn. ? *Myrm. cursor* v. *caspius.* RUZSKY 1902, p. 470.— EMERY 1925, p. 263.

Cette race est distribuée sous forme de plusieurs variétés de la Hongrie au Turkestan. La var. *aenescens* type est noire, les appendices brunâtres avec un reflet bronzé et est plus commune à l'ouest. Les variétés *tancrei* Forel et *aterrima* Karawaiew sont plus orientales. Elles n'ont pas de reflet bronzé, mais se distinguent réciproquement par la saillie plus accentuée du devant du mésonotum chez *aterrima* que chez *tancrei*. Celle-ci est du reste plus brune et atteint 8^{mm}. Karawaiew a décrit dernièrement (1924, p. 303) sous le nom de var. *flavigastra* les ♂ et ♀ d'une forme du Turkestan qui diffère par la couleur jaunâtre du gastre et des antennes chez le ♂, et des derniers tergites chez la ♀. Or, ce dernier caractère rappelle ceux donnés par RUZSKY pour sa race *caspia* et mise en synonymie avec *aenescens*. Pourtant, je possède des ☿ de Crimée (Illine) dont le funicule est plus jaunâtre que chez d'autres ☿ des mêmes lieux, déterminés comme *aenescens* par KARAWAIEW, et qui pourraient se rapporter à *caspia* Ruzs. si non à *flavigastra* Kar. Je crois pouvoir rattacher à cette dernière forme des ouvrières reçues par Mr. KUSNEZOW et provenant du Turkestan russe: Tschimkent, qui en ont la couleur. La taille, très variable, va de 3 à 6^{mm},5., elle est donc plus petite que celle de la race *reckingeri* For. et est moins pubescente. Les plus petites ont la tête plus luisante que les grandes qui l'ont mate. Dessus du corps glabre.

Cataglyphis (Monocombus) cursor Fonsc. st. *helenica* For. var. *dorica* n. var.

☿. Long: 7^{mm},5. Voisine de la var. *cretica* Em., mais d'un brun chatain plus clair et sans reflet bronzé. Les antennes et l'épinotum

sont plus longs que chez *aenescens*. Mat. Le dessus du gastre peu luisant. Dessus du corps glabre. Hanches, meso et metasternum moyennement pubescents, le reste a une pubescence rare. Ressemble à la race *jackobsoni* Ruzs., par sa couleur et sa taille, mais la tête est plus allongée, plus convexe derrière. L'epinotum aussi plus allongé.

Crète: La Cannée (SICHEBNIN), 2 ☿ reçues de M. KARAWAIEW.

Cataglyphis (Monocombus) cursor Fonsc. st. *piliscapa* Forel.

Syn. *Myrmecocystus cursor* v. *piliscapa*. FOREL 1901, p. 66. — 1911, p. 273.
Cataglyphis tibialis. BONDROIT 1918, p. 39.
Myrmecocystus cursor. EMERY 1906, p. 173, partim.

Je possède deux ☿ types de cette race reçues de M. FOREL et provenant de Nîmes, où il les a lui-même capturées. Elles sont bien distinctes des vrais *cursor* et beaucoup plus voisines de la race *aenescens*. Elles s'en distinguent par la pilosité dressée des scapes, l'absence de poils dressés sur le corps et l'épaisseur plus marquée de l'écaille. Le corps est noir sans reflet bronzé ou à reflet très faible sur le gastre. Les antennes, tibias et tarses d'un brun rougeâtre ou roussâtre.

♂. (Non décrit.) Long: 9^{mm}. Noir. Gastre et appendices d'un brun plus foncé que chez *cursor*. Le dessous de l'abdomen est fortement pileux, mais le reste du corps presque glabre (fortement pileux chez *cursor*). Tête et thorax mats, épinotum et abdomen assez luisants. Tête plus longue que large, plus étroite devant que chez *cursor*. Convexité de l'épinotum plus allongée, la face déclive paraît plus longue. Un sillon médian sur la face postérieure de l'écaille en atteint le sommet. Les stipes sont plus allongés que chez *cursor*.

Montpellier, 1 ♂ (Collection ANDRÉ déterminé comme *cursor* par EMERY).

Cataglyphis (Monocombus) cursor Fonsc. st. *rockingeri* For.

Syn. *Myrm. (Catagl.) cursor* subsp. *rockingeri*. FOREL 1911, p. 287.
Càtglyphis cursor subsp. *flavicornis*. KUSNEZOW 1926, p. 72.

Bien que FOREL ait omis de décrire la couleur, le reste de sa diagnose permet aisément de reconnaître cet insecte. Je l'ai reçu du Turkestan par M. KUSNEZOW qui l'a trouvé dans les mêmes régions que le type de FOREL.

Tian-Shan, Turkestan russe.

Cataglyphis (Monocombus) emeryi Karawaiew.

Syn. *Myrmecocystus emeryi*. Karawaiew 1909, p. 34.

La couleur indiquée par cette espèce pour Karawaiew est brun foncé presque noire, le gastre avec un reflet bronzé et les appendices plus clairs.

J'ai reçu de cet auteur des exemplaires de cette espèce et de la même localité que le type (Aschabad) qui diffèrent comme suit : le corps est d'un brun chatain moyen avec les appendices et le gastre d'un jaune brunâtre sans reflets bronzés. Cette variété de couleur me paraît assez distincte pour être nommée, appelons la var. *abdominalis* n. var.

Cataglyphis (Monocombus) emeryi Karaw. st. *karawaiewi* Santschi.

Syn. *Cataglyphis karawaiewi*. Santschi 1925, p. 354.

Il ne s'agit, en somme, que d'une race plus svelte qu'*emeryi* et d'un brun moyen, le gastre noirâtre à reflets bronzés. Lisse et luisante, la pubescence adjacente du thorax en masque un peu l'éclat chez mes deux exemplaires. Quant à ses autres caractères ils sont identiques à ceux de *C. pilosula* Kusnezow (1926, p. 71). Seule la couleur noire de cette dernière forme la distingue de *karawaiewi*, dont ce n'est au fond qu'une simple variété de couleur. Soit :

Cataglyphis (Monocombus) emeryi Karaw. st. *karawaiewi* Sants. v. *pilosula* Kusnezow.

Aschabad.

Cataglyphis (Monocombus) pallida Mayr. (1877, p. 9).

Cette espèce est bien redécrite et figurée par Karawaiew (1909, p. 24) avec ses sexués; mais la figure qu'il donne des palpes maxillaires n'est pas exacte, le dernier article est beaucoup trop court, caractère du sous-genre *Cataglyphis*, alors qu'en réalité cette espèce est bien un *Monocombus*, comme j'ai pu le constater sur de nombreux exemplaires reçus du Turkestan tant de M. Karawaiew lui-même que de M. Kusnezow.

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Roger.

Le groupe de sous-espèces et de variétés classé autour de *Formica albicans* Roger (1859, p. 235) ont, chez l'ouvrière, un pétiole nodiforme plus ou moins obliquement tronqué, tandis que chez la

femelle ce pétiole est encore squamiforme et rappelle le s. g. *Monocombus*.

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. v. *cana* Em.

Espagne: Madrid, Escurial. 1 ☿ au Museum de Paris. La tête de cet exemplaire est plus grande que celle des types du Maroc, pour le reste semblable. — Sierra de Guaderrama (Dusmet), 1 ☿.— Maroc: Chipzona, route de Marakech (Vaucher), ☿ cotype ex. col. Vaucher.

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. v. *vaucheri* Em.

Cette forme qu'Emery a élevé au rang de sous-espèce, ressemble extrêmement à *albicans* type par la sculpture très lisse et luisante de sa tête. Elle en diffère surtout par sa tête plus grande proportionnellement au thorax et par l'absence de poils dressés sous la tête (excepté ceux du mentum), tandis que chez *albicans* ceux-ci sont présents quoique clairsemés.

Maroc: Mogador (Vaucher), ☿♀, cotypes dans ma collection. — Setta (Otin). — Rabat (Thiéry).

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. st. *otini* n. st.

☿. Long: 5^{mm} à 7^{mm},3. Noir brunâtre, la tête plus claire, surtout la partie antérieure qui peut être d'un roux plus ou moins brunâtre ainsi que les mandibules, les tibias et les tarses. Gastre noir. Le bout du dernier article du funicule brun.

La tête est luisante, mais moins que chez *albicans* type, l'occiput et le thorax submats. Une pubescence grise comme chez *albicans*, moyennement abondante sur le pronotum. Parfois un poil dressé sous la gorge, le reste glabre.

La tête est comme chez *C. cubica*, plus étroite, les côtés plus parallèles que chez *albicans* type. Elle est moins large, relativement au thorax que chez *C. vaucheri* Em. et *cubica*. Le thorax est assez allongé. Le pétiole est même plus nettement cubique que chez la *v. cubica*, la face supérieure du nœud horizontale fait, sur le profil un angle droit avec la face postérieure verticale et dont le sommet est moins arrondi. Le dessus est même un peu convexe chez les plus grands individus. En outre, la face postérieure est légèrement plus longue que la face supérieure. (Chez *albicans*, la face postérieure est bien plus haute et forme un angle bien plus aigu avec la face supérieure.) Gastre lisse.

Maroc: Rabat, août 1928 (Otin leg.), 6 ☿.

Cette race est très voisine de *cubica* par la forme de son pétiole, elle s'en distingue à première vue par sa couleur.

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. st. *rubra* For. v. *cubica* For.

Marakech (Otin).

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. st. *rubra* For.

Syn. *Myrmecocystus albicans* subsp. *ruber.* Forel 1903, p. 268.

☿. Long: $4^{mm},5$ à 6^{mm}. D'un rouge sanguin chez les grandes et moyennes ouvrières tandis que chez les petites les hanches, le thorax et les pattes s'obscurcissent progressivement avec la diminution de la taille. Le gastre est noir généralement jusqu'à la base. Tête des grandes et moyennes ☿ mate ou submate, plus luisante chez les petites. La pilosité dressée manque presque sur le corps, ainsi que sur la gula.

Tête aussi large devant que derrière, plus longue chez les grandes que chez les petites ☿. Le pétiole est assez bas, l'angle formé par ses faces supérieure et postérieure est plus fermé que l'angle droit, mais moins que chez *rosenhaueri* Em.

♀. (Non décrite.) Long: 8^{mm}. Couleur et sculpture de l'☿ major. Le dessous et la face antérieure du segment basal du gastre roussâtre.

Tête plus large que longue et à peine plus large derrière que devant. Thorax presqu'aussi large que la tête. Pétiole squamiforme, entier au sommet.

♂. (Non décrit.) Long: $7^{mm},5$. Roux. Une bande transversale sur la face occipitale, une tache autour des ocelles et en dehors des fossettes antennaires brunâtres.Thorax noir excepté le scutellum et parfois un espace sur le mésonotum. Ailes hyalines à nervures brun pâle, le stigma brun foncé. Assez luisant. Tête et thorax assez pileux. Ecaille et gastre glabre dessus. La forme du corps ressemble à celle de la var. *opaca* Sants.

Algérie: El Kreider (Forel), ☿ (types). — *Idem* (Chobaut), ☿ (cotypes). — El Golea (Surcouf), ☿.

Tunisie: Dratamar près Kairouan, ☿♀♂ (♂♀ types). — El Batenn (Santschi). — Khazazia. — Medenine (Smaggia). — Gabès (Weiss).

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. st. *rubra* For. v. *agilis* n. var.

☿. Long: 4mm à 7mm. D'un rouge plus jaunâtre que chez *rubra* chez les ouvrières de toutes tailles. Le devant de la tête plutôt jaunâtre. Le gastre brunâtre, la base plus claire. La tête est un peu plus courte, plutôt plus large que longue et un peu plus étroite devant. Du reste assez variable. Plur le reste comme chez *rubra*.

Tunisie: Tozzeur (Santschi, 19 mai 1927).

Nidifie dans le sable pur.

Algérie: Biskra (Surcouf). — Aïn Seffra (Boitel).

Les palpes maxillaires ont des poils plus longs que chez les autres *Cataglyphis*, mais bien moins que chez *Machaeromyrma*.

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. st. *livida* And. v. *arenaria* Forel.

Syn. *Myrmecocystus albicans* v. *arenaria*. Forel, 1909, p. 384.

♀. (Non décrite.) Long: 8mm. Tête et thorax jaune roussâtre, appendices d'un jaune miel clair, le bord postérieur des derniers segments du gastre rembrunis. Luisante. Tête submate. Quelques poils sur le thorax, plus rares sur le gastre.

Tête carrée, les angles postérieurs arrondis. Sillon frontal indiqué. Thorax aussi large que la tête. Les deux faces épinotales forment ensemble une faible convexité oblique (convexité bien plus forte chez *rubra*). Ecaille plus basse, sa face postérieure plane et la face antérieure plus anguleuse que chez *rubra*.

Algérie: Bordj de Saada, ♀ type. — Biskra (Forel), ☿ type. — El Golea (Surcouf et Dupont), ☿.

Cataglyphis (Cataglyphis) albicans Rog. st. *livida* And. v. *ambigua* n. var.

☿. Tête luisante comme chez *arenaria* dont elle diffère par sa couleur d'un jaune roussâtre plus pur. Le gastre un peu plus clair, non rembruni, le nœud de l'écaille est assez haut, la face supérieure fortement inclinée en avant fait un angle aigu avec la face postérieure, ce qui la distingue de la var. *arabica* Em. La tête est assez variable dans le même nid. Des exemplaires l'ont plus longue que large, d'autres le contraire.

Egypte: Le Caire (Forel), 5 ☿ types. — Le Caire et envirors (Alluaud, 1907), ☿.

Mauritanie: Trarza, Meserdra (G. Mere, 1908). Muséum de Paris, ☿.

Cataglyphis (Cataglyphis) adenensis (Forel).

Syn. *Myrmecocystus viaticus* st. *adenensis*. Forel 1904, p. 182.
Cataglyphis bicolor st. *adenensis*. Emery 1925, p. 265.

Cette forme très caractérisée par son pétiole squamiforme et sa large tête mérite d'être élevée au rang d'espèce. La formule de ses palpes maxillaires la place dans le sous-genre *Cataglyphis*.

Je possède un exemplaire provenant de Djibouti et qui se rapporte à la var. *bugnioni* For. par son gastre lisse et luisant et dont je donne le croquis du profil du pétiole (fig. 13).

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor Fab. (fig. 1, 27, 33).

Syn. *Formica bicolor*. Fabricius, 1793, p. 351 ♂. — Latreille, 1802, p. 123, ♂.
Cataglyphis fairmairei. Förster, 1850, p. 493. ♂.
Formica megalocola. Förster, 1850, p. 490. ☿.
Myrmecocystus viaticus v. *megalocola*. Emery & Forel, 1879, p. 449. — Er. André, 1882, p. 167. ☿.
Myrmecocystus viaticus megalocola. Forel, 1890, p. 67. — Emery, 1891, p. 16, ☿♀♂.
Myrmecocystus bicolor megalocola. Emery, 1906, p. 185.
Cataglyphis bicolor megalocola. Emery, 1925. ♀♂☿.
Myrmecocystus albicans v. *rotundinodis*. Karawaiew, 1912, p. 16. ☿.

Comme on peut le voir dans la liste synonymique ci-dessus, c'est sur un ♂ provenant des côtes de Barbarie qu'à été établi cette espèce. Ce ♂ a été vu et redécrit par Latreille d'une façon qui permet aisément de le reconnaître par sa coloration spéciale. Il correspond parfaitement à celui de *C. fairmairei* Först. dont l'ouvrière a été décrite par cet auteur dans le même travail sous le nom de *Formica megalocola*. Or cet insecte, qui habite tout le littoral barbaresque, ne descend au sud que sur les sommets de l'Atlas tandis que la forme nommée *desertorum* par Forel, et qu'Emery a pris par errreur pour le type *bicolor*, habite plutôt les oasis et l'arrière Atlas, elle s'avance plus timidement vers le nord. La couleur du ♂ de *desertorum* Forel est fort facile à distinguer de celle du vrai *bicolor* Fab. et aucune confusion n'est maintenant possible.

Comme l'écrit Emery (1906, p. 185), sous le nom de *megalocola*, le ♂ de *C. bicolor* F. est d'un roux fauve agrémenté de taches brunes dont les dispositions varient beaucoup. Chez la var. *pubens* Sants., la couleur est sans taches ou presque sans taches, mais chez la forme type, le thorax et la tête s'obscurcissent progressivement. Trois

bandes brunes sur le mésonotum, dont la médiane est plus courte, se fusionnent plus ou moins en s'étendant sur les côtés du thorax, mais laissant sur le mésonotum un espace rectangulaire décrit par LATREILLE. Le scutellum est aussi respecté. En même temps, le devant et les côtés de la tête s'obscurcissent progressivement avec l'assombrissement du thorax. Le funicule, à partir du troisième article, la base des hanches et le sommet de l'écaille brunissent aussi chez *bicolor* type. Les pattes et le gastre toujours clairs.

L'ouvrière major est aussi un peu variable, suivant les régions ou les localités. En général elle est d'un rouge assez clair, les membres aussi clairs que le corps, seul le gastre est noir et luisant. L'ouvrière media s'obscurcit plus ou moins, surtout la petite qui peut devenir entièrement brunâtre. (Pétiole comme dans la fig. 1).

On peut distinguer les variétés suivantes: var. *bicolor* Fab. (type).

☿. Pubescence du pronotum très faible, courte ou nulle, assez abondante sur les côtés de l'épinotum et sur les hanches. Pattes rouges comme le corps chez la grande ouvrière, brunâtre chez la ☿ moyenne, le thorax et une partie de la tête plus ou moins brunâtre chez la petite ouvrière (*rotundinodis* Karaw.).

Le ♂ a les trois bandes du thorax soudées, le funicule obscurci à partir du troisième article.

La ♀ a la couleur de l'☿ major et sa pubescence. Le profil comme chez *desertorum* (fig. 26).

Tunisie: Tunis, ☿. — Bizerte. — Hammamet. — Aïn Draham. — Le Kef, ☿♀♂. — Dir el Kef. — Djbel Mrilla, 1500 m. — Djbel Serge, 1300 m.

Algérie: Bône, ☿. — Alger, ☿. — Orléanville, ♂ (les ☿ de ces localités font passage à la v. *pubens*). — Tarkesan. — Bou Anifia (Dr CROS).

Maroc: Pays Braber. O.M'Louta Ouizert (DE SEGONZAC 1901).

Cataglyphis bicolor v. *basalis* n. var.

☿. D'un rouge plus clair que chez le type. Le gastre noir avec la base des deux premiers segments roussâtres. Pubescence comme chez *bicolor* type.

La ♀ colorée comme la ☿. (Je ne connais pas l'☿ minor.)

Le ♂ a les antennes entièrement roussâtres et le mésonotum faiblement maculé.

Algérie: Duvivier, ☿ (ALLUAUD). Tunisie: Le Kef (Dr NORMAND).

Cataglyphis bicolor var. *adusta* n. var.

Les pattes des grandes ouvrières sont d'un rouge brunâtre plus foncé que le thorax. Les ouvrières moyennes sont déjà bien plus foncées que chez celles du type de même taille. Le ♂ a la couleur un peu plus foncée que le type et le funicule rembruni à partir du deuxième article. Gastre lisse, pour le reste comme chez le type.

Tunisie: Djbel Trozza, 1000 m., ☿♀♂. Collectés en compagnie de mon collègue en myrmécologie, M. H. Kutter. — Sommet du Dir el Kef, ☿ (Santschi).

Cette var. ressemble à certains individus de *desertorum*, mais ceux-ci ont le gastre plus mat dessus et sont un peu plus robustes.

Cataglyphis bicolor var. *pubens* n. var.

D'un rouge assez clair, le gastre noir, souvent un peu bronzé et moins luisant que le type. Les petites ouvrières sont souvent moins obscures, la tête et le thorax restant rouges, seules les pattes sont brunes.

Le ♂ est plus petit, 8^{mm}, entièrement roussâtre. C'est son armure génitale que dessine Emery à la fig. 33 de sa monographie de 1906. Cette variété est très commune au Maroc.

Maroc: Tanger, ☿ (Vaucher) (type de la variété). — Ras el Aïn. — Marakech (Otin, Vaucher). — Route de Marakech. — Boucharen. — Larache, ♂ (Vaucher). — Fez et Kenitra (Nadig). — Mogador. — Chichaoua. — Meknès et Grand Atlas (Alluaud). — Taradan. — Rabat (Thèry). — Setta. — Mazagan (Otin), ☿☿.

Canaries: ☿ (Buchet).

Algérie: Tlemcen (Nadig). — Bou Hanifa (Dr Cros), ☿.

Les exemplaires algériens ont une pubescence plus courte que ceux du Maroc et font passage au type.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *nodus* Brullé (fig. 5).

Syn. *Formica nodus*. Brullé ☿, 1832.
Cataglyphis bicolor v. *nodus*. Emery, 1925, p. 264.
Monocombus viaticus (part.). Mayr, 1885, p. 382.
Myrmecocystus viaticus (Part.), autor. 1879-1908.
M. viaticus v. *orientalis*. Forel, 1895, p. 228.

Cette fourmi se trouve devenir par sa priorité le type de toute une série de variétés plus ou moins distinctes et ayant de nombreux passages, mais qu'il importe de définir et de fixer. Elles ont comme caractères communs une pubescence fine, adjacente et courte sur

les tibias et les tarses. L'absence de poils dressés sur les scapes. Le gastre mat ou en partie mat, dans ce dernier cas les côtés sont plus ou moins luisants. La couleur comprend toujours du rouge tantôt clair tantôt foncé chez les grandes ouvrières. Celles-ci sont en général plus robustes que chez le type *bicolor* F. Le ♂ est noir, appendices compris, rarement les pattes brun roussâtre. Le gastre seul fauve roussâtre plus ou moins foncé.

Le *Cataglyphis bicolor nodus* Brullé a l'☿ d'un rouge assez clair, les appendices compris. Le gastre est noir ou brun noirâtre et un peu roussâtre à la base, mat. Le pétiole est plus massif, son nœud a un profil plus carré, aussi haut au dessus de son court pédicule que long (fig. 5).

Le ♂ varie beaucoup de taille, en général beaucoup plus petit que chez *desertorum* et *bicolor*. — Emery (1906, p. 185, fig. 29 et 30) montre ces différences.

Hongrie. Balkans. Asie Mineure.

Cataglyphis bicolor F. st. *nodus* Brul. v. *rufiventris* Forel.

Syn. *M. viaticus orientalis* v. *rufiventris*. Forel, 1911, p. 353.

Comme *nodus*, mais avec le gastre plus largement roussâtre. Balkans.

Cataglyphis bicolor F. st. *nodus* v. *assyria* n. var. (fig. 7).

☿. D'un rouge un peu plus sombre que chez *desertorum*, les pattes à peine plus obscures. Gastre noir. Tête, thorax et hanches finement pubescents. Pas de poils dressés sur le dessus de la tête, du thorax et de l'abdomen. Nœud allongé ressemblant fort à celui de *nodus*. Le gastre est mat dessus et sur les côtés comme chez cette dernière race. Le mésonotum n'a pas de protubérances latérales. Les tibias ont une fine pubescence adjacente à peine plus longue que chez *nodus*.

Voisine de la var. *drusa* Sants., mais celle-ci est plus fortement poilue.

Perse: Susse (Le Moult).

Cataglyphis bicolor F. st. *nodus* Brul. v. *drusa* n. var.

Syn. *M. viaticus* v. *nigra*. André, 1881, p. 56 (Partim).

☿. Aussi grande et robuste que *nodus* mais d'un rouge très foncé chez les grandes ☿, plus clair chez les petites dont le thorax se

colore en partie de noir. Gastre noir. Scapes et mandibules d'un rouge un peu plus clair que la tête. Mat. Mandibules, face occipitale, pattes et côtés du gastre plus ou moins luisants. Pilosité dressée assez abondante sur le thorax et sous la tête, un peu plus riche que chez *desertorum* For. Pilosité des pattes comme chez ce dernier, mais diffère par son épinotum bien moins convexe, le gastre plus mat, la tête relativement plus grande. L'écaille est plus épaisse au sommet que chez cette forme et plus prolongée derrière que chez *nodus*.

Syrie: Ataïb, est de Damas (H. Gadeau de Kerville), (Abeille de Perrin). — Col. André. — La Bekaa, Bar Elias (Soyer).

Cette forme fait passage entre *nodus* et *desertorum*.

Cataglyphis bicolor F. st. *nodus* v. *savignyi* Dufour.

Syn. *Formica savignyi*. Dufour 1862, p. 41.
C. bicolor. Emery, 1925, p. 265.

Cette forme est noire, avec la tête rouge chez les exemplaires de 7^{mm} à 10^{mm}, la tête est plus foncée chez les individus plus petits et le thorax devient plus ou moins rouge chez les plus grands.

Pubescence assez abondante sur le thorax. Pilosité dressée rare, pas de poils dressés sur les scapes. Pubescence des pattes fine et adjacente. Mate. Gastre assez luisant, submat dessus. Le nœud paraît légèrement plus bas et son pétiole postérieur plus allongé que chez *bicolor*. Par ses appendices et son pétiole noir cette variété s'apparente d'une part avec la variété *nigra* André et d'autre part avec *desertorum* For., mais est bien plus foncée.

Egypte: Les types ont disparu, ils provenaient des alentours de la pyramide de Gizeh. La collection du Museum de Paris contient un exemplaire pris par Ch. Alluaud au même endroit et qui correspond exactement à la description de Dufour. Je possède aussi un exemplaire de la Cirénaïque (R. U. Agric).

Cataglyphis bicolor F. st. *nodus* Brul. v. *desertorum* For. (fig. 2, 26, 27, 33).

Syn. *M. viaticus* v. *desertorum*. Forel, 1894, p. 402.
C. bicolor. Emery, 1925, p. 265.

☿. D'un rouge plus ou moins sombre, les mandibules, les hanches et les pattes un peu plus foncées. Les antennes et le pétiole restent presque aussi clairs que la tête et le thorax. Le gastre est noirâtre, mat dessus, luisant de côté. Quelques poils dressés sous la tête et sur son bord postérieur, rares sur le pronotum, plus concentrès

sur la moitié postérieure du mésonotum et l'angle épinotal, clairsemés sur le gastre. Ils manquent sur les scapes, très courts et clairsemés sur la face interne des fémurs, en piquants sériés sur les tibias et les tarses. Une pubescence fine adjacente sur les côtés du thorax, les hanches les tibias et les tarses. Face occipitale assez luisante, le reste mat.

Plus robuste en général que *bicolor*, le pétiole semblable, mais un peu plus haut.

♀. Je donne la figure de profil de la ♀, elle diffère très peu de celle de *bicolor*. Couleur et le reste comme chez la grande ouvrière.

♂. Noir. Gastre, tibias et tarses brun roussâtre ferrugineux. Mandibules et cuisses brun rouge plus ou moins foncé. Mandibules, devant du pronotum, gastre et appendices plus ou moins luisants. Pilosité du thorax et de la tête moins abondante que chez *bicolor*. Gastre glabre dessus. Profil du thorax et de l'écaille comme chez *bicolor*, mais plus robuste.

L'armure génitale est dessinée par Emery (1906, p. 184), et Karawaiew), 1912 *a*, p. 17).

Habite surtout les steppes sahariennes, les oasis, mais ne s'avance pas beaucoup dans les déserts sablonneux ou pierreux dépourvus d'une certaine végétation. Le *C. desertorum* habite un peu partout dans et autour du Sahara, de la côte atlantique à la mer Rouge et du Niger à l'Atlas, devient plus rare au nord de celui-ci où il est remplacé par le *bicolor*. D'après Karawaiew, cette variété se trouverait également dans les plaines aralo-caspiennes et le Turkestan.

Egypte: Le Caire.

Tunisie: Kairouan, Tunis, Tozzeur, Sfax.

Algérie: Biskra.

Sahara central: Hoggar, Tazerouk. — Bas Hoggar, In-Amdjal (Mission du Hoggar, 1928).

Moyen Niger: Ousei, Ouled Ali, sur la piste de Tombouctou. Arouane. — Bandiogara (Chaudeau), ☿. Museum de Paris.

Mauritanie: Azaouad, Rezaf.

Cataglyphis bicolor F. st. *nodus* v. *oasium* n. var.

Voisine de *savignyi* Duf., mais le thorax reste rouge ou en partie rouge chez les ouvrières de plus de 7^{mm} (il est noir chez celles de 10^{mm}, chez *savignyi*). Antennes, hanches, pattes et souvent aussi le

pétiole et les côtés du thorax d'un noir plus ou moins brunâtre, tranchant nettement sur le rouge plus ou moins sombre de la tête et du thorax. La couleur ressemble à celle de la race *laevior* Stitz, mais la sculpture du corps et du gastre est comme chez *desertorum*. Le scape est un peu plus mince que chez *desertorum* For. et l'épinotum un peu plus convexe. Du reste voisin, avec de fréquents passages à cette variété.

Le ♂ ne diffère pas sensiblement de celui de *desertorum*.

Tunisie: Tozzeur, ☿, ♂, ♀ (V. 27, Santschi, Dumont, 1909, ☿). — Kairouan, ☿.

Algérie: Figuig (P. Palary, 1919). — Ain Seffra (Boitel), ☿.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *seticornis* Emery, 1925, p. 266 (fig. 8).

Syn. *M. viaticus* v. *seticornis*. Emery, 1898, p. 94.

Cette race étant insuffisamment décrite, j'ai prié M. Carlo Menozzi de revoir pour moi l'unique exemplaire type de la collection Emery au Musée de Gênes, ce dont je le remercie vivement en traduisant ici sa réponse:

« Couleur de la tête, thorax et écaille rouge obscur. Gastre, antennes et jambes brunes, excepté les tarses qui sont roussâtres. Opaque avec une sculpture visiblement plus marquée que chez *bicolor*. Poils dressés du corps plutôt rares, surtout sur le gastre, mais épais et noirs. Ils sont un peu plus courts et n'arrivent pas à l'extrémité du scape, mais limités aux deux tiers de sa longueur. Une série de poils semblables borde le clypéus et le vertex. Pubescence à peu près comme chez *bicolor setipes* For. Le bord fléchisseur des tibias est fourni d'aiguillons robustes qui sont encore plus nombreux et plus longs sur les articles des tarses. L'écaille est plus grosse et moins haute que chez *bicolor* type. »

M. Menozzi m'a envoyé un croquis de cette écaille. C'est à *desertorum* For., et non à *bicolor* type, que doivent s'appliquer les comparaisons ci-dessus.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *laevior* Stitz.

Syn. M. *viaticus* F. st. *bicolor* v. *laevior*. Stitz, 1916, p. 348.

☿. D'un beau rouge sang clair. Gastre, hanches, cuisses et souvent le pétiole noirs. Tibias, brunâtres sauf ceux de la première paire qui peuvent être plus rouges. Tarses roussâtres. Chez l'ouvrière minor

les côtés du thorax, le pronotum et une bande sur l'occiput se rembrunissent de plus en plus. Le gastre est très luisant ainsi que la face occipitale et les angles postérieurs de la tête jusqu'à mi-hauteur des yeux. Pronotum un peu luisant. Aire frontale mate comme le reste et finement réticulée, ponctuée. Poils dressés assez clairsemés sur le corps et la tête, manquent sur le gastre. Le scape a trois à cinq poils isolés qui manquent parfois. Une pubescence grisâtre sur les côtés du thorax et les hanches. Tête un peu moins grande que chez *desertorum*, l'épinotum plus allongé, le pétiole légèrement plus haut.

Voisin de la race *saharae* Sants., mais cette dernière est bien plus mate sur la tête, plus robuste et plus foncée.

Algérie: S. O. (V. Geyer), ☿ type. Musées de Berlin et ma collection. — Région des Dayas. Tilremt (Lesne), ☿. Museum de Paris.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *saharae* n. st. (fig. 3).

☿. Long: 8^{mm} à 11^{mm}. D'un rouge sombre comme chez *desertorum*. Gastre noir. Mandibules et hanches d'un rouge plus foncé. Cuisses et tibias, surtout les deux dernières paires noirâtres. Petits tarses plus ou moins roussâtres. Mate. Face occipitale et gastre assez luisants, ce dernier un peu mat vers la base, moins mat que chez *desertorum*. Pubescence et pilosité dressée comme chez cette forme, mais plus fine et présente sur le scape le long de son bord convexe. Piquants des tibias et tarses comme chez *desertorum*, mais leur pubescence plus épaisse et très oblique. Elle est aussi plus relevée sur les scapes. Tête et thorax peu différents de ceux de *desertorum*, le mésonotum peu saillant devant. Le nœud du pétiole est plus haut, plus brièvement pédiculé derrière, que chez cette dernière forme, donc aussi bien plus haut que chez *seticornis* Em.

Voisine de *laevior* Stitz, mais celle-ci est plus luisante, plus claire et moins robuste.

Sahara algérien: El Golea (Surcouf), 3 ☿ types. — Laghuat (P. Lesne), ☿. Musée de Paris. — Metlili à Sidi Maklouf (P. Lesne), juin 1897. — Biskra (Surcouf).

Cataglyphis bicolor F. st. *saharae* Sants. v. *bucculenta* n. var.

☿. Long: 12^{mm} max. Diffère de *saharae* par la couleur plus obscure, souvent noirâtre de la moitié antérieure de la tête y compris les mandibules, les antennes, tibias et tarses. Reste des appendices plus ou moins brun foncé. Chez les ☿ moyennes, ils sont presque noirs.

Gastre noir et luisant. Le reste d'un rouge foncé et mat comme chez *saharae.*

Maroc: Bou Denib (Théry), ☿ types et (de l'Epiney), ☿.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *setipes* (Forel). Emery, 1906, p. 184.

Syn. *M. viaticus setipes.* Forel, 1894, p. 401.

☿. Le type de cette race est du nord-ouest et du centre de l'Inde. Il est d'un rouge sombre et le gastre noir. Les piquants de la face interne des tibias sont aussi longs que les autres soies qui entourent l'article.

Cataglyphis bicolor F. st. *setipes* For. v. *bellicosa* Karawaiew (fig. 17).

Syn. *C. bicolor bellicosa.* Karawaiew, 1924, p. 307.

M. W. Karawaiew m'a donné deux ouvrières cotypes de cette race. Leur couleur foncée la rapproche de *setipes* type: mais les piquants sont bien plus longs que les autres soies. Les soies bordant les cuisses sont beaucoup plus rares que chez la v. *turcomanica* Em. et peuvent manquer sur de longs espaces. Le thorax est couvert d'une fine pubescence grise.

Perse: Douchat Abad près Téhéran (types). — Bendar Bouchir (Dr Bussière, 1905). Au Museum de Paris.

Cette variété ressemble beaucoup à la v. *assyria* Sants., mais la pubescence est sétiforme et relevée chez *bellicosa*, tandis qu'elle est fine et adjacente chez *assyria.*

Cataglyphis bicolor F. st. *setipes* For. v. *turcomanica* Emery (fig. 36).

Syn. *M. viaticus desertorum* v. *turcomanica.* Emery, 1898, p. 24.

☿. Cette variété est rouge avec le gastre noir, les pattes des deux dernières paires d'un rouge un peu plus foncé. Les côtés du gastre aussi luisants que chez *desertorum* et le dessus assez mat. Les piquants des fémurs sont aussi longs et épais que ceux des tibias. La pubescence est épaisse, sétiforme, assez oblique, plus oblique que les piquants qui paraissent bien plus longs.

Le type est de Merw, Turkmenie. Je possède des individus provenant de la même localité (Kusnezow).

Transcapie: Askhabad (KARAWAIEW) ☿. Ces derniers d'un rouge assez clair y compris les pattes.

Cataglyphis bicolor F. st. *setipes* For. v. *nigripes* n. v.

☿. Diffère de *turcomanica* par la couleur des deux dernières paires de hanches et de pattes qui sont noires ou brun noirâtre. La première paire et les antennes rouge foncé. Le gastre noir, le reste rouge sang. Les soies des cuisses, surtout de la première paire, sont longues et nombreuses. La pubescence sétiforme des tibias plus oblique mais aussi épaisse que chez *turcomanica*. Pour le reste comme chez cette dernière.

Géorgie: Tiflis (MEJUNOF), 6 ☿.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *nigra* André (fig. 4).

Syn. *M. viaticus* v. *nigra*. ANDRÉ, 1881, p. 56 (partim.).

Outre sa couleur entièrement noire, les tarses seuls brunâtres, cette race se distingue de *desertorum* par sa sculpture plus grossière, aussi mate que chez *nuda*, sans reflets violacés. Le dessous du gastre et la face occipitale assez luisants. La pubescence est assez discrète, pas plus abondante que chez *desertorum*, ce qui la distingue des var. *isis* For. et *caerulescens* Sants. Les fémurs ont des poils dressés bien plus courts que chez *setipes*, mais plus nombreux que chez *desertorum*. Le pétiole est assez voisin de celui de *nodus* Brul., dont elle a la robustesse.

Palestine: Jaffa, ☿ (Types). — Jerico (U. SAHLBERG), ☿.

Cataglyphis bicolor st. *nigra* André v. *caerulescens* n. var. (fig. 10).

Ressemble à la var. *isis* For. par sa pubescence presque aussi abondante, mais en diffère par le tégument à reflet bronzé bleuâtre ou violacé. Pas de poils dressés au scape. Mandibules noires comme le reste de l'insecte. Gastre assez mat dessus, les côtés luisants comme chez *isis*, plus mats chez *nigra* André et moins robuste que cette dernière forme qu'elle rattache à *diehli* For.

Syrie: Anti Liban, Doummar (GADEAU DE KERVILLE), 6 ☿.

Cataglyphis bicolor F. st. *nigra* André v. *isis* (Forel).

Syn. *M. viaticus* F. st. *diehlii* For. v. *isis*. FOREL, 1909, p. 385.

☿. Long: max. 9^{mm}. Cette variété a une forte pubescence qui la distingue de *diehli* For., les mandibules sont rougeâtres comme les tarses; le reste plus ou moins noir. Le gastre lisse et luisant sur les

côtés, assez mat dessus. Parfois quelques poils dressés sur le scape.

Je ne connais pas les sexués de cette forme, qui passera peut-être au rang de sous-espèce ou d'espèce quand on les connaîtra.

Suez (Bugnion), ☿, types. — Heliopolis (Sahlberg), ☿.

Cataglyphis bicolor F. st. *nigra* André v. *pharao* n. v.

☿. Long: max. 9mm. Entièrement noir y compris les mandibules qui ont un reflet métallique, seuls les tarses sont roussâtres. Mat. Mandibules et côtés du gastre luisants. L'occiput, l'aire frontale et les pattes moins luisants que chez *isis*. Moins richement pubescente que cette dernière. Scapes fins, sans poils dressés.

Egypte: Désert à côté de Suez (Reichensperger), 1 ☿.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *diehli* Forel (fig. 11).

Cette jolie race d'un beau noir a les tarses roux brunâtre et souvent le milieu du front d'un rouge sombre, du moins chez les individus de Biskra (reçus de Forel et Surcouf). Ceux de Henchir Souatir (Tunisie) que j'ai récoltés en compagnie de mon collègue en myrmécologie, M. H. Kutter, ont la tête toute noire. Ces derniers ont été trouvés nidifiant dans un sol pierreux près de la gare, en soulevant de grosses pierres plates, ce qui confirme l'observation de Forel sur l'habitat de cette race. Le gastre est entièrement lisse, ce qui le distingue de *nigra* André.

♀. Outre les caractères indiqués par Forel, la reine a l'épinotum abaissé, les deux faces se confondant dans une seule et longue courbe beaucoup moins convexe que chez *nodus* et *bicolor*.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *abyssinica* (Forel) (fig. 14).

Syn. *M. viaticus abyssinicus*. Forel, 1904, p. 282.
C. bicolor v. *abyssinica*. Emery, 1906, p. 184 et 1925, p. 265.

Le pétiole de cette forme a un profil en triangle arrondi au sommet dû à ce que la face antérieure du nœud est plus droite ou moins convexe que chez *bicolor* et ses autres races. L'épinotum est aussi en général plus bas et moins convexe.

Le type est rouge avec les pattes beaucoup plus foncées que le corps. Gastre noir.

Abyssinie: Ilg, 1 ☿, reçue de Forel avec l'étiquette (type). — Obok (Maindron). — Abyssinie (Dr A. Reichensperger) ☿.

Cataglyphis bicolor F. st. *abyssinica* For. v. *urens* n. var. (fig. 15).

☿. D'un rouge plus foncé que le type, les pattes pas plus sombres que le thorax. Les côtés du gastre luisants. Le dessus de la tête et l'épinotum pileux. Le devant du mésonotum dessine une saillie plus forte, pour le reste comme chez le type.

♂. Long: 8^{mm},5. Noir. Tibias, antérieurs, pattes des deux dernières paires et abdomen roux. Mat. Epinotum et gastre luisants. Le nœud est bas et arrondi dessus.

Arabie: Mascate (Maindron). Museum de Paris.

Cataglyphis bicolor F. st. *abyssinica* v. *congolensis* Stitz (fig. 16).

Syn. *M. bicolor* v. *congolensis*. Stitz 1906, p. 396.

☿. D'un rouge un peu plus foncé que *bicolor* type mais moins foncé que *desertorum*. Appendices comme le corps. Gastre noir. Mat. Face occipitale, dessous de la tête, dessous du gastre et pattes assez luisants. Côtés du thorax et hanches pubescents. Dessous de la tête, du thorax et du gastre pileux, le dessus du corps glabre. La pubescence des tibias et des tarses est un peu plus relevée que chez *desertorum*, mais moins épaisse et relevée que chez *setipes*. Le reste est comme chez *abyssinica* For. avec l'épinotum et le pétiole bien moins convexes que chez *desertorum*. Le pétiole est moins grand relativement à l'épinotum que ne le dessine Stitz, j'ai pu comparer avec un type communiqué par M. Stitz que je remercie vivement ici.

Cette race paraît très répandue dans le Soudan et le Sénégal. Son nom provient de ce que la localité du type était autrefois rattachée au Congo français.

Tchad: Fort Archambault, 6 ☿ types. Au Musées de Berlin et Hambourg. — Baguirmi, Tcherkna, ☿. Museum de Paris (A. Chevalier).

Moyen Niger: Ouro N'Geirou (R. Chudeau), ☿. Museum de Paris.

Sénégal: (Le Moult).— Baol Oriental, Thiès (A. Chevalier, 1904).

Soudan français: Tassakante (Chevalier), ☿.

M. W. Karawaiew (1912*b*, p. 590) décrit sous le nom de *Myrmecocystus bicolor* v. *sudanica* une fourmi qu'il rapporte comme aspect pour l'ouvrière à *desertorum* For., mais dont il distingue le mâle par son armure génitale. Celui de *congolensis* n'étant pas encore connu, il n'est pas possible de juger actuellement de la parenté ou de l'identité de ces insectes.

Cataglyphis (Cataglyphis) bicolor F. st. *protuberata* Crawley (1920, p. 177).

La collection ANDRÉ, au Museum de Paris, contient un grand individu de cette forme provenant de Suez. Il a l'aspect de *desertorum*, mais le pétiole est plus haut, plus anguleux. Les petites protubérances de chaque côté du mésonotum me paraissent correspondre à l'insertion alaire de la femelle, et seraient, en somme, un rudiment. L'examen d'un plus riche matériel récolté dans plusieurs nids pourra probablement trancher cette question.

V. LISTE DES ESPÈCES, RACES ET VARIÉTÉS DE *CATAGLYPHIS*

(Les dates ne concernent que les formes non citées par EMERY dans le catalogue des *Formicinae* du « *Genera Insectorum* », 1925.)

Sous-genre **Paraformica** (Forel)

1. sp. *C. emmae* Forel.
    v. *hoggarensis* Sants. in lit. [1].

Sous-genre **Monocombus** (Mayr) Santschi emend.

2. *C. pallida* Mayr.
3. *C. frigida* André.
    v. *persica* Em.
4. *C. emeryi* Karaw.
    v. *abdominalis* n. v.
    st. *karawaiewi* Sants. 1925, p. 354.
    v. *pilosula* Kusn. 1926, p. 71.
5. *C. cursor* Fonsc.
    st. *aenescens* Nyl.
    (*caspius* Rusz.)
    v. *tancrei* For.
    v. *aterrima* Karaw. 1924, p. 305.
    v. *flavigastra* Karaw. 1924, p. 303.

[1] Cette variété, reçue depuis la rédaction de ce travail, diffère du type par sa taille plus grande, 3^{mm} à 7^{mm}; sa couleur brunâtre, bronzée. Sahara central: Tamanrasset (Mission du Hoggar, 1928).

st. *piliscapa* For. 1901, p. 66.
(*tibialis* Bond.)
st. *helenica* For.
v. *cretica* Em.
v. *dorica* n. v.
st. *italica* Em.
st. *rockingeri* For.
(*flavicornis* Kusn. 1926, p. 72.)
st. *jackobsoni* Ruzs.
v. *gracilens* Ruzs.

6. *C. viatica* F.
v. *velox* n. v.
st. *mauritanica* Em.
v. *opaciventris* n.v.
v. *occidentalis* n. v.
v. *tonsilis* n. v.

7. *C. hispanica* For.
v. *nigroides* Sants.

8. *C. gaetula* n. sp.
v. *pilisquamis* n. v.

9. *C. foreli* Ruzsky.

10. *C. altisquamis* André.
v. *bucharica* For.

Sous-genre **Machaeromyrma** (Forel)

11. *C. bombycina* Rog.
v. *brunneipes* Sants.
v. *sinaitica* Wheeler.

12. *C. lucasi* Em.
(*lameerei* For.)

Sous-genre **Cataglyphis** (Förster)

13. *C. albicans* Roger.
v. *vaucheri* Em.
v. *opaca* Sants.
v. *cana* Em.
v. *semitonsa* Sants. 1926, p. 236.
v. *kairuana* Sants.

v. *targuia* Sants. in lit. [1].
st. *iberica* Em.
st. *odini* n. st.
st. *fortis* For.
st. *cinnamomea* Karaw.
st. *cubica* For.
st. *viaticoides* André.
st. *rubra* For.
v. *rosenhaueri* Em.
v. *cuneinodis* Karaw. 1924, p. 305.
v. *agilis* n. v.
st. *livida* André.
v. *mixta* For.
v. *lutea* Em.
v. *arenaria* For.
v. *agnata* Sants. in lit. [2].
v. *aurata* Karaw.
v. *ambigua* n. v.
v. *arabica* Em.
14. *C. adenensis* For.
v. *bugnioni* For.
15. *C. bicolor* Fab.
(*megalocola* Först.)
(*fairmairei* Först.)
(*albicans* v. *rotundinodis* Kar.)
v. *adusta* n. v.
v. *basalis* n. v.
v. *pubens* n. v.
st. *nodus* Brull.
(*orientalis* For.)
v. *rufiventris* For.
v. *drusa* n. v.

[1] Cette variété, reçue depuis la rédaction de ce travail, a la taille et la sculpture très luisante de l'*albicans* type. Elle en diffère par la tête et le dessus du pronotum rouges. L'épinotum plus court. L'écaille à sommet beaucoup plus aigu. Sahara central: Tinguendaoui (Mission du Hoggar, 1928).

[2] Cette variété, reçue avec la précédente, sera décrite dans le Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord, 1929, *Fourmis de la Mission du Hoggar*. La ♀ est de In Amdjel, Bas Hoggar, l'☿ de El golea (Surcouf). Voir la clé, p. 62.

v. *assyria* n. v.
v. *savignyi* Duf.
v *desertorum* For.
v. *oasium* n. v.
st. *nigra* André
v. *caerulescens* n. v.
v. *isis* For.
v. *pharao* n. v.
st. *diehli* For.
st. *seticornis* Em.
st. *laevior* Stitz.
st. *saharae* n. st.
v. *bucculenta* n. v.
st. *setipes* For.
v. *bellicosa* Karaw. 1924, p. 307.
v. *turcomanica* Em.
v. *nigripes* n. v.
st. *abyssinica* For.
v. *urens* n. v.
v. *congolensis* Stitz.
? v. *sudanica* Karaw.
st. *protuberata* Crawley.
16. *C. theryi* Sants.

VI. CLÉ ANALYTIQUE DU GENRE *CATAGLYPHIS* FÖRST. BASÉE PRINCIPALEMENT SUR LES OUVRIÈRES

1. Pétiole nodiforme. Article 4 des palpes maxillaires plus long que le 3. Le dernier bien plus court que le précédent (fig. 30, 33) . . . . S-g. *Cataglyphis* 38
— Pétiole squamiforme ou conique. Article 4 des palpes maxillaires plus court que le 3. Le dernier aussi long ou un plus court que le précédent (fig. 31, 32, 34) 2
2. Articles 3 et 4 des palpes maxillaires pourvus de très longs poils (fig. 32). Article 4 bien plus long que l'ensemble des deux suivants. Parfois des soldats. Espèces purement arénicoles. Sahara. . . . . S-g. *Machaeromyrma* For. 35
— Poils des articles 3 et 4 des palpes maxillaires courts ou ne dépassant pas le quart de la longueur de l'article. Pas de soldats. 3

3. Allure plus lente, marchant sans relever le gastre. Sahara S-g. *Paraformica* Forel
Une espèce. ☿. Long: 3mm,5 à 6mm. Noire, appendices en partie bruns. Luisante[1] . . . . sp. *emmae* Forel
— Allure très rapide marchant en relevant le gastre. Bassin méditerranéen, plaines aralo-caspiennes, Iran, Tian-Chan. S-g. *Monocombus* Mayr. 4
4. Grandes espèces à gastre toujours mat 23
— Espèces moyennes ou petites à gastre presque toujours luisant ou presque luisant 5
5. D'un jaune terne très pâle. Mandibules, devant de la tête, hanches et tarses blanchâtres. Long: 2mm,2 à 5mm,5. Turkestan . . . . sp. *pallida* Mayr.
6. Deuxième article du funicule environ deux fois plus long qu'épais 7
— Deuxième article du funicule environ trois fois plus épais que long 12
7. Pronotum bien plus large que long, sans poils dressés . . . 8
— Pronotum aussi long que large ou plus long avec quelques longs poils dressés. Turkestan. 9
8. Noire, long: 4,5-6mm. Syrie . . . . . sp. *frigida* And.
— Jaune brunâtre Perse . . . . s. p. *frigida* v. *persica* Em.
9. Plus trapue, pilosité dressée un peu plus courte 10
— Plus svelte, pilosité plus longue 11
10. Noir brunâtre, gastre plus bronzé . . sp. *emeryi* Karaw.
— Brun châtain, gastre et appendices jaune brunâtre. sp. *emeryi* v. *abdominalis* Sants.
11. Brune à reflets bronzés. sp. *emeryi* st. *karawaiewi* Sants.
— Noire . . . sp. *emeryi* st. *karawaiewi* v. *pilosula* Kusnez.
12. Tête et thorax rougeâtres, gastre noirâtre. Grèce. sp. *cursor* st. *helenica* For.
— Corps entièrement brun ou noir, appendices souvent plus clairs 13
13. Noir, antennes jaunes ou jaunâtres. Turkestan. 22
— Appendices noirâtres ou brunâtres 14
14. Ouvrières noires avec ou sans reflets bronzés 15
— Ouvrières brunes ou en grande partie brunes, le gastre peut être noirâtre 19
15. Un reflet bronzé sur tout le corps. 16
— Noir, sans reflets bronzés appréciables sur la tête et le thorax 17
16. Face basale de l'épinotum pas plus longue que la déclive. L'angle épinotal brièvement arrondi. De la Hongrie au Turkestan . . . . sp. *cursor* st. *aenescens* Nyl.
— Face basale de l'épinotum plus longue que la déclive, angle épinotal plus arrondi. Grèce. *cursor* st. *helenica* v. *cretica* Em.

[1] Voir la note page 53 pour la var. *hoggarensis* Sants.

17. Scape avec poils dressés assez abondants au bord antérieur. France méridionale . . . . sp. *cursor* st. *piliscapa* For.
— Scape sans poils dressés. Turkestan 18
18. Le mésonotum ne surmonte pas le pronotum.
st. *aenescens* v. *tancrei* For.
— Le mésonotum surmonte nettement le pronotum.
st. *aenescens* v. *aterrima* Karaw.
19. Devant du mésonotum surélevé au plan du pronotum, au moins chez les grandes ouvrières. Espèces d'Orient. . . . 20
— Mésonotum continuant le profil du pronotum. Espèces de l'Europe occidentale. 21
20. Devant du mésonotum surélevé. Face basale de l'épinotum un peu plus longue que la déclive. Tête plus longue que large, arrondie derrière les yeux. Mate. Gastre peu luisant. Presque glabre. D'un brun plus ou moins chatain. Crête.
sp. *cursor* st. *helenica* v. *dorica* Sants.
— Mésonotum soulevé au-dessus du pronotum que chez les grandes ouvrières. Tête un peu plus longue que large, les angles postérieurs plus marqués, le bord postérieur plus droit. Gastre luisant. Quelques poils dressés. La face basale de l'épinotum plus courte avec un angle plus court. Turkestan.
sp. *cursor* st. *jackobsoni* Ruzsk.
21. ☿. Long: 5^{mm} à 7^{mm}. D'un brun roussâtre, le gastre plus obscur et bronzé. Corps assez pileux. Tête plus étroite. France méridionale. . . . . sp. *cursor* Fonsc.
— ☿. Long: 4^{mm} à 6^{mm}. Tête plus large, les yeux plus reculés. Italie . . . . sp. *cursor* st. *italica* Em.
22. ☿. Long: 3^{mm} à 6^{mm},5. Noire, mandibules, antennes, tibias et tarses plus ou moins jaunes. Tête des petites ouvrières assez luisante, mate chez les grandes. Le ♂ est noir avec le gastre jaunâtre, les appendices d'un jaune plus ou moins brunâtre. Turkestan. Crimée.
sp. *cursor* st. *aenescens* v. *flavigastra* Karawaiew
— ☿. Long: 5^{mm},7 à 8^{mm}. Noire, mandibules brunes, antennes et tarses jaunes. Assez pubescente. Turkestan.
sp. *cursor* st. *rockingeri* For.
23. Espèces d'Espagne et d'Afrique mineure 24
— Espèces d'Asie 33
24. Thorax et dessous de la tête glabre ou presque 25
— Thorax et dessous de la tête amplement pileux. 30
25. Espèces d'Espagne 26
— Espèces de l'Afrique mineure 27
26. Rouge, gastre et pattes postérieures noires. Chez les moyennes et petites ☿ le thorax s'obscurcit progressivement depuis derrière . . . . sp. *viatica* F.
— Rouge, pattes comprises. Gastre noir. Le thorax reste rouge

chez les petits individus. Le pétiole est plus large à la base et plus triangulaire (fig. 6) . . . . sp. *viatica* v. *velox* Sants.

27. ☿. Noire brunâtre. Front rouge chez l'☿ de 9mm. L'écaille deux fois aussi haute que large à la base (fig. 21). ☿ minor noire, ☿ major avec tête et dessus du thorax rouge foncé. Maroc. sp. *viatica* st. *mauritanica* v. *tonsilis* Sants.

— Thorax rouge ou en partie rouge chez les ☿ de 9mm. Ecaille moins élevée 28

28. Gastre de la ♀ lisse et luisant. Ecaille de l'☿ plus mince au sommet. Les pattes et l'écaille de l'ouvrière major rouge un peu plus foncé que le thorax ou brun rougeâtre chez l'ouvrière major. L'☿ minor entièrement noire. Algérie, Tunisie (fig. 18, 23) . . . . sp. *viatica* st. *mauritanica* Em.

— Gastre de la ♀ mat. Ecaille de l'☿ plus épaisse au sommet. Appendices plus obscurs. 29

29. Ecaille de l'☿ major plus mince. Gastre, hanches, et écaille brun noirâtre (fig. 17, 24, 28). Montagnes de Tunisie. sp. *viatica* st. *mauritanica* v. *opaciventris* Sants.

— Tête plus allongée. Ecaille de l'☿ major et de la ♀ plus épaisse. Le thorax et ordinairement l'écaille sont rouges chez la grande et moyenne ☿. Chez la petite la tête et la plus grande partie du thorax restent rouges. Epinotum de la ♀ pileux et plus convexe. Maroc. sp. *viatica* st. *mauritanica* v. *occidentalis* Sants.

30. Face déclive de l'épinotum oblique, 2 à 3 fois plus courte que la basale. Ecaille plus épaisse, à peine plus haute que longue à sa base suspédiculaire, convexe devant. Péninsule ibérique (fig. 12) 31

— Face déclive de l'épinotum plus abrupte et aussi longue que la basale (fig. 20). Ecaille souvent plus haute. Maroc 32

31. D'un rouge brun foncé, gastre noir . . sp. *hispanica* For.

— Noire, funicule roussâtre. Portugal. sp. *hispanica* v. *nigroides* Sants.

32. Ecaille glabre au sommet, haute comme deux fois sa base suspétiolaire chez les ☿♀♂. Tête, pronotum et mésonotum rouges, le reste noirâtre chez la ☿ major. Chez la ☿ minor, le front et le pronotum restent seuls rouges (fig. 20, 22, 29). sp. *gaetula* Sants.

— Ecaille pileuse au sommet, un peu moins épaisse que chez *hispanica*. Tête et thorax rouge foncé. Appendices et gastre noirs . . . . sp. *gaetula* v. *pilisquamis* Sants.

33. Yeux très convexes, leur diamètre beaucoup plus grand que la longueur des arêtes frontales. Grand dimorphisme de taille. Plaines aralo-caspiennes . . . . sp. *foreli* Ruzsky.

— Yeux peu convexes, leur diamètre ne dépasse pas la longueur des arêtes frontales 34

34. Yeux plus petits, Antiliban. . . sp. *altisquamis* André

— Yeux un peu plus grands. Buchara
sp. *altisquamis* v. *bucharica* For.
35. Pubescence argentée du corps très abondante, donnant un aspect mat au gastre. Dimorphisme très accentué, soldats . 36
— Pubescence faible. Gastre lisse, soldats non connus. Sahara au sud de l'Atlas. . . . . sp. *lucasi* Em.
36. Corps et appendices roussâtres, le gastre parfois un peu rembruni. Tout le Sahara. . . . . . sp. *bombycina* Rog.
— Autre coloration 37
37. Corps roussâtre. Gastre et souvent les pattes plus ou moins brunâtres. Sahara, sud Atlas. sp. *bombycina* v. *brunneipes* Sants.
— Occiput, thorax, pétiole, gastre et fémurs brun châtain obscur ou noirâtre, le reste d'un brun plus clair. Sinaï.
sp. *bombycina* v. *sinaitica* Wheeler
38. Sommet du pétiole arrondi, taille dépassant 9^{mm} chez les grandes ☿ (fig. 1 à 5 et 7 à 17) 58
— Sommet du pétiole plus ou moins obliquement tronqué chez l'☿, peut être squamiforme chez la ♀. Taille atteignant rarement 9^{mm} 39
39. Au moins le thorax est noir ou brun foncé, espèces d'Afrique 40
— Tête et thorax rougeâtres ou jaunâtres, ou, si bruns rougeâtres, formes d'Asie. 48
40. Tête noire et très luisante, même chez les grandes ☿. Pétiole triangulaire, la face supérieure faisant un angle aigu avec la face postérieure. 41
— Tête mate ou submate, si luisante elle est d'un brun rougeâtre où le pétiole est cubique, la face supérieure faisant un angle droit avec la face postérieure 42
41. Plus svelte. Tête plus petite, le scape dépasse de plus d'un tiers le bord postérieur de la tête. Quelques poils espacés sous la gorge. Afrique mineure et Sahara . sp. *albicans* Roger
— Tête plus grande relativement au thorax. Le scape ne dépasse pas de plus d'un tiers le bord postérieur de la tête. Gorge sans poils. Maroc . . . . . . sp. *albicans* v. *vaucheri* Em.
42. Tête noire et nettement sculptée, mate, pétiole triangulaire 43
— Tête plus faiblement sculptée, parfois luisante, mais alors colorée ou le pétiole cubique 44
43. Tête un peu plus longue que large. Pronotum presque aussi mat que la tête. Espagne . . . sp. *albicans* st. *iberica* Em.
— Tête aussi large que longue. Thorax luisant. Tunisie, Algérie.
sp. *albicans* v. *opaca* Sants.
44. Pétiole cubique. Tête lisse et luisante ou faiblement sculptée, brunâtre, le devant plus clair. Maroc.
sp. *albicans* st. *odini* Sants.
— Pétiole triangulaire 45
45. Tête et thorax brun rougeâtre, appendices plus clairs. Gastre noir. Peu luisante ou submate 46

— Tête entièrement ou en partie rougeâtre chez les grandes ☿. Le thorax noirâtre; luisante ou peu luisante 47
46. Pronotum densément pubescent comme le reste du thorax. Maroc . . . . sp. *albicans* v. *cana* Em.
— Pronotum presque glabre, tête plus large derrière que devant. Maroc . . . . sp. *albicans* v. *semitonsa* Sants.
47. Grande variété atteignant 9mm. Pétiole plus anguleux. Sud de l'Atlas[1] . . . . sp. *albicans* st. *fortis* For.
— Plus petite, ne dépassant pas 7mm. La tête des grandes ☿ est rougeâtre devant et entre les arêtes frontales, le reste plus foncé ou noirâtre. Pétiole plus cubique. Tunisie. sp. *albicans* v. *kairuana* Sants.
48. D'un brun bronzé. Mandibules, antennes et tarses jaunâtres, luisante. Turkestan . . sp. *albicans* st. *cinnamomea* Karaw.
— Corps rouge ou jaunâtre 49
49. Le rouge domine, ou, si d'un rouge jaunâtre, le gastre est noir 50
— Le jaune domine, gastre concolor ou un peu rembruni au bout 55
50. Nœud du pétiole cubique. Les faces supérieures et postérieures formant un angle presque droit. Tête rectangulaire, lisse, le vertex submat. Mandibules fortement échancrées vers leur base. Maroc . . . . sp. *albicans* st. *cubica* For.
— Nœud du pétiole plus triangulaire. 51
51. Tête très luisante 52
— Tête mate ou en partie mate chez les grandes ☿ 53
52. Tête plus longue que large à côtés parallèles. Mésonotum ne saillant pas sur le plan du pronotum. Pétiole plus épais. Pilosité dressée presque nulle, absente sous la gorge (Ne pas confondre avec les macrochètes du mentum). Syrie. sp. *albicans* st. *viaticoides* André
— Tête plus large derrière que devant. Mésonotum faisant une légère saillie sur le plan du pronotum. Pétiole plus épais. Pilosité dressée clairsemée sur le corps, pas rare sous la gorge. Maroc . . . . . . sp. *albicans* st. *rubra* v. *rosenhaueri* Em.
53. Rouge, pattes des deux dernières paires brunes. Gastre noir. Turkestan . sp. *albicans* st. *rubra* v. *cuneinodis* Karaw.
— Corps et pattes d'un rouge jaunâtre. Tête mate chez les grandes et moyennes ☿, parfois chez les petites. Gastre brun ou noir 54
54. ☿ major d'un rouge sang à peine jaunâtre, le devant de la tête plus pâle; gastre noir. Les ☿ minor ont les hanches brunes et le thorax brun rouge foncé. Sud de l'Atlas. sp. *albicans* st. *rubra* For.
— ☿ major d'un rouge plus jaunâtre, les ☿ minor non rembrunies. Base du gastre souvent éclairci de jaune brunâtre. Désert de sable au sud de l'Atlas. sp. *albicans* st. *rubra* v. *agilis* Sants.

[1] Pour la variété *targuia* Sants., voir la note page 55.

55. Tête sculptée, mate ou submate, au moins chez les grandes ☿ 56
— Tête luisante chez les grandes ☿ 57
56. Tête et thorax d'un jaune roussâtre, gastre entièrement d'un jaune plus clair. Tête des petites ☿ aussi sculptée que chez les grandes. Tête plus courte. Syrie. sp. *albicans* st. *livida* André
— Couleur comme chez *livida*, mais le bout du gastre rembruni. Tête des ☿ minor luisante. Turquie.
sp. *albicans* st. *livida* v. *mixta* Forel
— Entièrement jaune, rarement le bout du gastre rembruni. Tête plus allongée, submate chez la grande, luisante chez la petite ☿ . . . . . . sp. *albicans* st. *livida* v. *lutea* Em.
57. D'un jaune ocreux. Le gastre plus ou moins rembruni au bout. Gastre de la ♀ bordé de brun. Thorax immaculé. Sahara.
sp. *albicans* st. *livida* v. *arenaria* For.
— D'un jaune roussâtre clair. Gastre plus clair. Pétiole anguleux, plus haut. Sahara, Egypte.
sp. *albicans* st. *livida* v. *ambigua* Sants.
— Jaune, pétiole bas. Tête plus large. Aden.
sp. *albicans* st. *livida* v. *arabica* Em.
— D'un jaune roussâtre terne. Gastre plus terne, non rembruni au bout. Pelisse de pubescence argentée sur l'occiput et tout le thorax. Egypte. sp. *albicans* st. *livida* v. *aurata* Karaw.
— Entièrement d'un jaune brunâtre terne. Pubescence plus clairsemée. Tête un peu plus étroite que chez *arenaria*. La ♀ a trois bandes brunes sur le mésonotum, le gastre comme chez la ☿. L'écaille plus haute que chez *arenaria*. Sahara.
sp. *albicans* st. *livida* v. *agnata* Sants.
58. Tête bien plus large que longue. Pétiole élevé avec écaille arrondie (fig. 13). Bassin de la mer Rouge 59
— Tête plus longue ou aussi large que longue 60
59. Gastre peu luisant. Nœud du pétiole un peu moins haut.
sp. *adenensis* For.
— Gastre luisant, pétiole plus haut. sp. *adenensis* v. *bugnioni* For.
60. Côtés du mésonotum formant deux saillies ou bosses accusées chez les grandes ouvrières, absentes chez les petites. Tête et thorax d'un brun noir devenant en partie rouge sombre chez les petites ouvrières. Gastre noir. Mésopotamie. Egypte.
sp. *bicolor* st. *protuberata* Crawl.
— Côtés du mésonotum n'ayant pas ces caractères 61
61. Tête et thorax entièrement noirs (exceptionnellement chez quelques individus, le front ou une tache au pronotum peut être rougeâtre) 80
— Le thorax rouge ou rouge sombre, dans ce dernier cas le nœud est brièvement pétiolé derrière 62
62. Des poils dressés plus ou moins abondants sur le scape . . . 77
— Scape sans poils dressés (sauf au bout) 63
63. Pubescence des tibias et métatarses aussi épaisse que les

piquants ou presque aussi épaisse et plus ou moins relevée (fig. 36) 74
— Pubescence des tibias et tarses fine et adjacente (fig. 37) . . 64
64. Nœud du pétiole en triangle arrondi au sommet et moins haut que long. Sud du 30° lat. N. (fig. 14, 15, 16) 84
— Nœud du pétiole plus arrondi ou plus trapu. Nord du 30° lat. N. (excepté *seticornis* Em.) (fig. 1, 2, 5, 17). 65
65. ☿ major et media d'un rouge clair, les appendices aussi clairs que le thorax (excepté var. *adusta*), le gastre noir, luisant dessus (excepté la var. *pubens* où il est un peu mat dessus). Le ♂ d'un roux clair avec les funicules et le thorax plus ou moins maculés de brun. Atlas et plaines voisines 66
— En général d'un rouge sombre ou noir chez les ☿ minor, le gastre mat au moins dessus. Le ♂ a la tête, le thorax et le plus souvent les appendices noirs ou bruns foncés 68
66. Pronotum couvert d'une pubescence assez longue et presque aussi riche que celle de l'épinotum. Le ♂ a la tête et les antennes entièrement roux. Maroc. sp. *bicolor* v. *pubens* Sants.
— Pubescence du pronotum rare ou absente ou plus courte que celle de l'épinotum. Le ♂ a le funicule et la tête en partie brunâtre 67
67. Tête, thorax et appendices d'un rouge clair uniforme chez les grandes ouvrières. Gastre entièrement noir. Chez les petites ☿ les pattes et le thorax deviennent brunâtres ou noirâtres. Algérie, Tunisie (fig. 1, 27, 33). sp. *bicolor* F.
— Rouge plus clair, gastre roussâtre à la base. Algérie orientale et Tunisie . . . . sp. *bicolor* v. *basalis* Sants.
— Pattes d'un rouge plus foncé que le thorax chez les grandes ouvrières. Les moyennes ont déjà le pronotum, les pattes et les côtés de la tête brunâtres. Les petites n'ont plus que le front, les mandibules, les stomates et les tarses rougeâtres. Le ♂ d'un roux plus brunâtre a le funicule brun sauf le premier article. Tunisie. Sommet du Trozza . . sp. *bicolor* v. *adusta* Sants.
68. Tête rouge, le reste du corps noir ou brun noir chez les ☿ media de 10^{mm}. Le thorax devient en partie rouge shez les ☿ plus grandes. Appendices brun noir. Egypte. Cyrénaïque.
sp. *bicolor* st. *nodus* v. *savigny* Duf.
— Thorax et tête concolor 69
69. Pétiole plus épais, son pédicule postérieur plus court (fig. 5). Gastre entièrement mat dessus et de côté. En général les pattes sont de même nuance que le thorax ou plus claires. Asie, Balkans, Syrie. 70
— Pétiole moins épais, plus longuement pédiculé derrière. Appendices nettement plus obscurs que le thorax. Gastre mat dessus mais les côtés sont lisses et assez luisants 73
70. Corps et appendices plus ou moins clairs, gastre mat, Balkans, Asie mineure 71

— Corps et appendices d'un rouge brun foncé. Syrie, Perse . . . 72
71. Gastre brun noir . . . . . sp. *bicolor* st. *nodus* Brul.
— Gastre en grande partie roux brunâtre.
sp. *bicolor* st. *nodus* v. *rufiventris* For.
72. Pas de poils dressés sur le corps (fig. 7). Suse, Perse.
sp. *bicolor* st. *nodus* v. *assyria* Sants.
— Thorax avec des poils assez nombreux. Liban.
sp. *bicolor* st. *nodus* v. *drusa* Sants.
73. Scape d'un roux à peine plus foncé que le reste de la tête. Appendices brun rouge (fig. 2). Sahara, sud Atlas.
sp. *bicolor* st. *nodus* v. *desertorum* For.
— Scape brun ou noir comme les pattes et les hanches, la tête et le thorax rouge foncé chez les grandes et moyennes ouvrières. Côtés de la tête pas luisants. Epinotum plus convexe. Oasis du Sahara . . . . sp. *bicolor* st. *nodus* v. *oasium* Sants.
74. D'un brun rouge sombre. Perse 75
— D'un rouge plus clair. Turkestan, Géorgie 76
75. Pubescence des tibias dressée et aussi longue que les piquants (d'après Forel) . . sp. *bicolor* st. *setipes* For.
— Pubescence des tibias plus courte que les piquants. Pétiole longuement pédiculé derrière (fig. 17).
sp. *bicolor* st. *setipes* v. *bellicosa* Karaw.
76. Pubescence des tibias plus relevée. Pattes roux foncé (fig. 9). Turkestan . . . . sp. *bicolor* st. *setipes* v. *turkomanica* Em.
— Pubescence aussi épaisse mais plus oblique: pattes des deux dernières paires noires. Thorax d'un rouge plus clair. Géorgie
sp. *bicolor* st. *setipes* v. *nigripes* Sants.
77. Ecaille plus allongée et moins haute que chez *desertorum* (fig. 28), longuement pédiculée derrière. Gastre mat. Afrique occidentale (fig. 8). . . . . sp. *bicolor* st. *seticornis* Em.
— Ecaille plus haute. Plus brièvement pétiolée derrière. Gastre luisant ou assez luisant 78
78. Gastre très luisant ainsi que la face occipitale et les angles postérieurs de la tête jusqu'à mi-hauteur des yeux. Rouge clair. Gastre, appendices et souvent l'écaille noirs. Tibias brunâtres. Algérie, Sud Oranais. sp. *bicolor* st. *laevior* Stitz.
— Gastre luisant, la base submate. Tête et thorax submats ou mats, seule la face occipitale assez luisante 79
79. Appendices d'un rouge un peu plus foncé que le thorax. Thorax et devant de la tête pas notablement obscurci. Pilosité du scape plus nombreuse. Sahara au sud de l'Atlas (fig. 3).
sp. *bicolor* st. *saharae* Sants.
— Appendices noirâtres. Devant de la tête brunâtre ou noirâtre. Maroc . . . . . sp. *bicolor* st. *saharae* v. *bucculenta* Sants.
80. Mandibules noires ou brunes, pas de poils dressés sur le scape 81
— Mandibules rougeâtres. Pubescence du thorax très développée.

Quelques poils dressés sur le scape. Egypte.
sp. *bicolor* st. *nigra* v. *isis* For.

81. Gastre lisse et luisant. Désert pierreux au sud de l'Atlas.
sp. *bicolor* st. *diehli* For.

— Gastre mat, au moins dessus. Egypte. Liban 82

82. Un reflet métallique bleuâtre ou violacé. Côtés du gastre luisants. Liban (fig. 10) sp. *bicolor* st. *nigra* v. *caerulescens* Sants.

— Noir sans reflet métallique sur le thorax 83

83. Plus grand. Gastre mat. Thorax peu pubescent. Palestine (fig. 4). . . . . sp. *bicolor* st. *nigra* André

— Plus petit. Côtés du gastre luisants. Thorax densément pubescent. Egypte . . . . sp. *bicolor* st. *nigra* v. *pharao* Sants.

84. Gastre entièrement mat. Appendices aussi rouge clair que le thorax et la tête. Sénégal. Soudan (fig. 16).
sp. *bicolor* st. *abyssinica* v. *congolensis* Stitz.

— Côtés du gastre luisants. D'un rouge plus terne. Gastre noir. Abyssinie. Arabie 85

85. Pattes pas plus foncées que le thorax (fig. 14). Arabie.
sp. *bicolor* st. *abyssinica* For. v. *urens* Sants.

— Pattes brun noirâtres bien plus foncées que le thorax. Abyssinie (fig. 15) . . . . . sp. *bicolor* st. *abyssinica* Sants.

Ne font pas partie de cette clé les *C. theryi* Sants. dont le ♂ seul est connu, le *C. bicolor* v. *sudanica* Karaw. et *C. gracilens* Ruzsky, dont je ne connais que les descriptions incomplètes.

Toutes les formes désignées dans cette clé me sont connues individuellement, à part les espèces et variétés suivantes:

1. *frigida* v. *persica* Em.
2. *karawaiewi* v. *pilosula* Kusn.
3. *helenica* v. *cretica* Em.
4. *aenescens* v. *tancrei* For.
5. *cursor* st. *italica* Em.
6. *altisquamis* v. *bucharica* For.
7. *bombycina* v. *sinaitica* Wh.
8. *albicans* v. *cuneinodis* Karaw.
9. *livida* v. *lutea* Em.
10. *livida* v. *arabica* Em.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1881. André, Ern. *Catalogue raisonné des Fourmis du voyage en Orient de M. Abeille de Perrin.* Ann. Soc. Ent. France. VI, p. 7.
1882. — *Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algérie.* II. *Les Fourmis.*
1927. Banck, L. J. *An anatomical-histological and Experimental-biological study of Thorictus foreli* Wasm. Thèse de Fribourg, Suisse.
1918. Bondroit, J. *Les Fourmis de France et de Belgique.* Ann. Soc. Ent. France. LXXXVII, p. 174.
1832. Brullé, A. *Expédition scientifique en Morée.* Zool. II. Insectes, p. 326.
1920. Crawley, W. *Ants from Mesopotamia and nord-west Persia.* The Ent. Record. XXXII, p. 164.
1862. Dufour, L. *Notes entomologiques.* Ann. Soc. Ent. France, p. IV, p. 141.
1898. Emery, C. *Beiträge zur Kenntnis der palaearktischen Ameisen.* Of ver af Finska Vet. Soc. Forhand. XX.
1906. — *Rassegna critica della specie paleartiche del genere Myrmecocystus.* Mem. Accad. Sc. Bologna (6), v. III, p. 173-187.
1908. — *Myrmecocystus et formes voisines.* Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. XLIV, p. 213-217.
1912. — *Die Wanderzüge der Steppen- und Wüstenameisen von Zentral-Asien nach Süd-Europa und Nord-Africa.* Zool. Jahrb. Supl. XV, p. 95-104.
1871. Emery et Forel. *Catalogue des Fourmis de l'Europe.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. V, p. 441-481.
1787. Fabricius, J.-Chr. *Mantissa Insectorum*, I, p. 301-330.
1793. — *Entomol. Systemat. Emendata et Aucta.* II, p. 349-365.
1804. — *Systema Piezatorum secundum Ordine, Genera et species*, p. 395-428.
1902. Escherich, K. *Zur Biologie der nordafrikanischen Myrmecocystus-Arten.* Allg. Z. f. Ent. VII, N° 18.
1846. Fonscolombe, B. de. *Notes sur huit espèces nouvelles d'Hyménoptères.* Ann. Soc. Ent. France. IV, p. 39-51.
1886. Forel, A. *Etudes myrmécologiques.* Soc. Ent. Belgique, XXX, p. 131-215.
1894 *a.* — *Les Formicides de l'Empire des Indes.* Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., VIII, p. 396-420.
1894 *b.* — *Les Formicides de la province d'Oran.* Bull. Soc. Vaud Sc. Nat., XXX, p. 1-45.

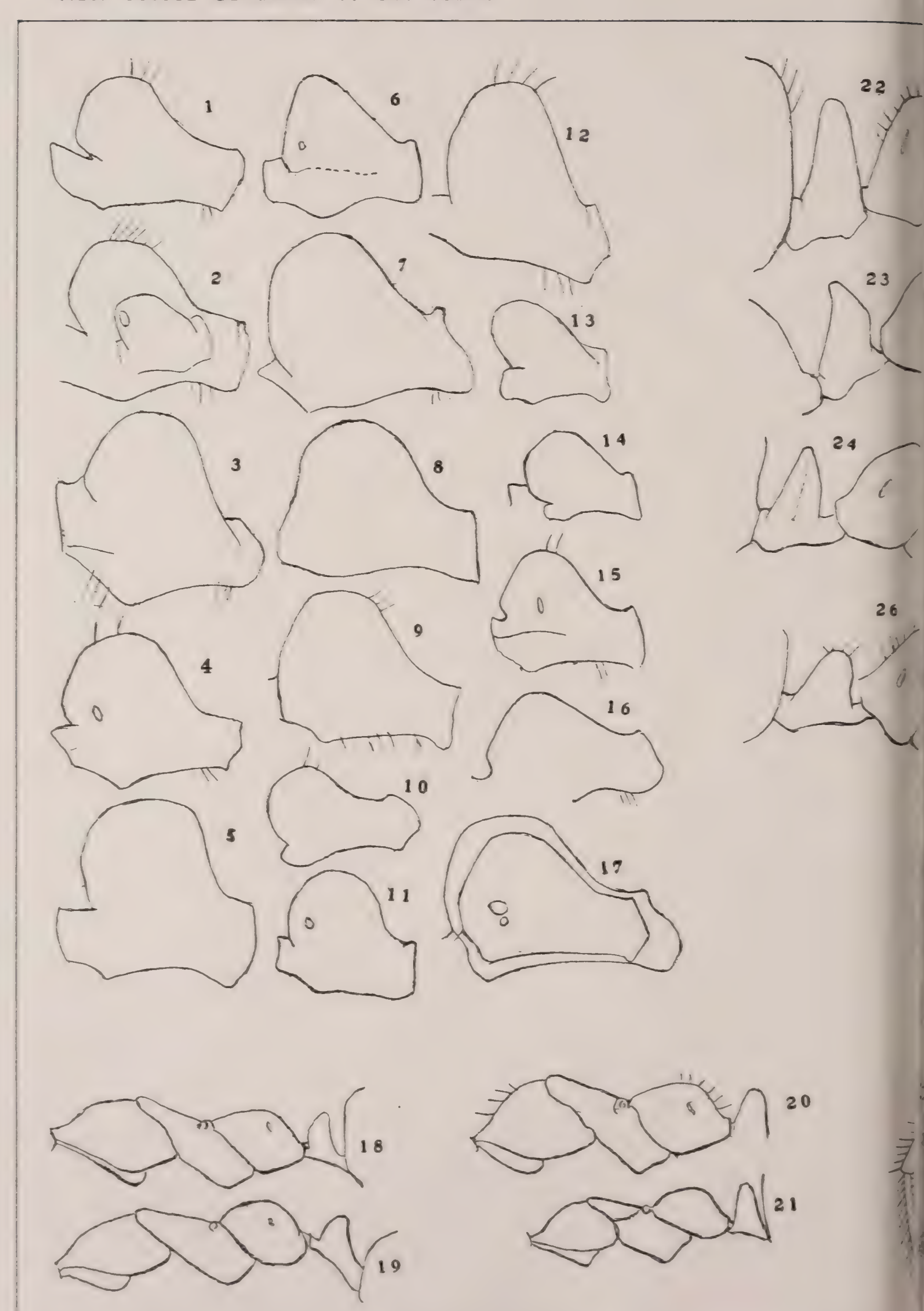
1895. — *Südpalaearktische Ameisen*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. IX, p. 227-234.
1901. — *Formiciden des Naturhistorischen Museums zu Hamburg*. Mitt. Nat. Hist. Mus. Hamburg, XVIII, p. 43-82.
1902. — *Fourmis du Sahara algérien*. Ann. Soc. Ent. de Belgique. XLVI, p. 147-150.
1904. — *Notes sur les Fourmis du Musée Zoologique de l'Ac. Imp.* Ann. Mus. Zool. Acad. Sc. St. Petersb., VIII, p. 368-388.
1903. — *Mélanges Entomologiques*. Ann. Soc. Ent. Belgique, XLVII, p. 244-268.
1908. — *Fourmis de Ceylan et d'Egypte*. Bul. Soc. Vaud. sc. Nat. XLIV, p. 1-22.
1909. — *Fourmis de Barbarie et de Ceylan*. Ibid., XLV, p. 369-407.
1911 *a*. — *Fourmis nouvelles ou intéressantes*. Ibid., XLVII, p. 331-400.
1911 *b*. — *Die Ameisen des K. Museums in München*. Sitzb. Bayerischen Akad. Wiss., p. 249-303.
1850. FÖRSTER. *Eine Centurie neuer Hymenopteren*. Verh. Naturhist. Ver. Preus. Rheinland, VII, p. 490.
1909 *a*. KARAWAIEW, W. *Ameisen aus Transcaspien und Turkestan*. Horae Soc. Ent. Ross. XXXIX, p. 1-72.
1909 *b*. — *Nachtrag zu meinen Ameisen aus Transcaspien und Turkestam*. Ibd., p. 268-272.
1911. — *Ameisen aus Aegypten und dem Sudan*. Rev. Ross. Ent., XI, p. 1 à 10.
1912 *a*. — *Ameisen aus Tunesien und Algerien*. Ibid., Bd. XII, p. 1 à 22.
1912 *b*. — *Ameisen aus dem paläaerktischen Faunengebiet*. Ibid. XII, p. 581-596.
1924. — *Zur Systematik der Palaearktischen Myrmecocystus (Formicidae)*. « Konowia », III, p. 301-308.
1926. KUSNEZOW, N.N. *Neue Turkestanische Ameisen*. Rev. Ross. d'Ent. XX, p. 71-77.
1927. — *Zur Kenntnis der Gattung Proformica Ruzsky*. Societas Entomolog. XLII, p. 26-32.
1928. — *Beiträge zur Ameisenfauna Mittelasiens*. Zool. Anzeiger, LXXV, p. 7-23.
1802. LATREILLE, P.A. *Histoire Naturelle des Fourmis*.
1855. MAYR. G. *Formicina Austriaca*. — Schriften zool. bot. Ver. Wien, V, p. 273-278.
1862. — *Myrmecologische Studien*, Verh. zool. bot. Ges. Wien, XII, p. 649-776.
1877. — *Formicidae*, in *A.-P. Fedtschenko, Voyage au Turkestan*, T. 2 part 5. Bull. Soc. imp. Amis Sc. nat. anthrop. et ethnog. T. 26. Livr. 1.
1849. NYLANDER, W. *Additamentum alterum adnotationum in monographiam Formicarum borealium Europae*. Act. Soc. Sc. Fenn. III, p. 25-48.
1856. — *Synopsis des Formicides de France et d'Algérie*. Ann. Sc. Nat., V, p. 50-109.

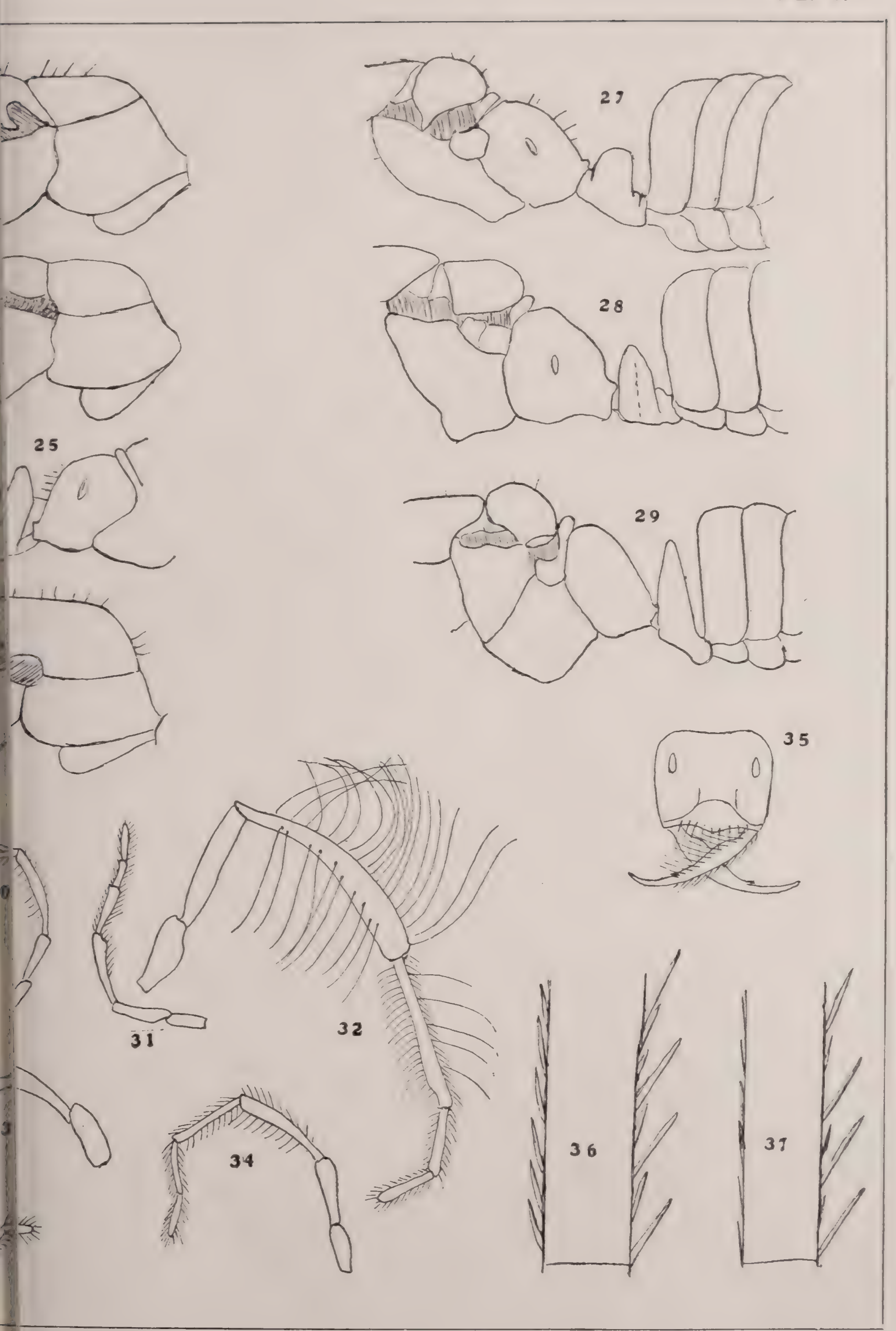
1826. Reichensperger, A. *Beobachtungen und Versuche mit Cataglyphis und Thorictus nebst dessen Metamorphose.* Verh. des Naturh. Ver. d. preuss. Rheinlande u. Westf., LXXXII, 1925, p. 73-110.
1859. Roger, J. *Beiträge zur Kenntnis der Ameisenfauna der Mittelmeerländer.* Berlin. Ent. Zeitschr., III, p. 225-259.
1862. — *Einige neue exotische Ameisengattungen und Arten.* Ibid. VI, p. 233-354.
1863. — *Verzeichniss der Formicideni Gattungen und Arten.* Ibid. VII, p. 1-65.
1902. Ruzsky, M. *Neue Ameisen aus Russland.* Zool. Jahrb. Abt. Syst. XVII, p. 469-483.
1905. — Form. Imp. Rossici. (en russe).
1909. Santschi, F. *Sur la signification de la barbe des Fourmis arénicoles.* Rev. Suisse Zool., XVII, p. 449-458.
1912. — *Quelques nouvelles variétés de Fourmis africaines.* Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord, IV, p. 147-149.
1921. — *Formicides nouveaux de l'Afrique du Nord.* Ibid., XII, p. 68-77.
1923. — *Orientation sidérale des Fourmis.* Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat., IV, p. 139-176.
1925. — *Fourmis d'Espagne et autres espèces paléarctiques.* « Eros », Rev. Espan. Ent. I, p. 339-360.
1926. — *Quelques Fourmis Nordafricaines.* Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord, XVII, p. 224-236.
1916 *a*. Stitz, H. *Ameisen aus dem westlichen Mittelmeergebiet und von den Kanarischen Inseln.* Mitt. Zonl. Mus. Berlin, VIII, p. 335-353.
1916 *b*. — *Ergebnisse der Zweiten Deutschen Zentral-Africa Expedition,* 1910-1911. *Formiciden,* p. 369-405.
1838. Wesmael, C. *Sur une nouvelle espèce de Fourmis du Mexique.* Bull. Acad. R. Soc. Bruxel. Bel. Lett. V, p. 766-771.
1907. Wheeler, W.-M., *On certain modified Hairs peculiar to the Ants of arid regions.* Biol. Bull., XIII, p. 185-202.
1908. — *Honey Ants, with a revision of the North American Myrmecocysti.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist., XXIV, p. 345-387.
1916. — *The Ants of Phillips Expedition to Palestine.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., LX, p. 167-174.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1.

Fig. 1 à 17. — Profils du pétiole d'ouvrière de:
Fig. 1. *Cataglyphis bicolor* F.
Fig. 2. *C. bicolor nodus* v. *desertorum* ″☿ ☿′.
Fig. 3. » » *saharae* Sants ″☿.
Fig. 4. » » *nigra* André ″☿.
Fig. 5. » » *nodus* Brul. ″☿, Salonique.
Fig. 6. *C. viatica* v. *velox* Sants. ☿ media, de Séville.
Fig. 7. *C. bicolor nodus* v. *assyria* Sants. ″☿.
Fig. 8. » » *seticornis* Em., d'après un croquis dû à M. C. Menozzi.
Fig. 9. *C. bicolor setipes* v. *turcomanica* Em. ☿, Merw.
Fig. 10. » » *diehli* For. v. *caerulescens* Sants.
Fig. 11. » » » For. ☿, Biskra.
Fig. 12. *C. viatica hispanica* For. ☿.
Fig. 13. *C. adenensis* v. *bugnioni* For. ☿, Djibouti.
Fig. 14. *C. abyssinica* For. ☿, type.
Fig. 15. » » v. *urens* Sants. ☿, type.
Fig. 16. » » *congolensis* Stitz ☿ media, Sénégal.
Fig. 17. *C. bicolor setipes* v. *bellicosa* Karaw.
Fig. 18 à 21. — Thorax et pétiole d'ouvrière de:
Fig. 18. *C. viatica* v. *mauritanica* Em.
Fig. 19. *C. viatica mauritanica* v. *occidentalis* Sants.
Fig. 20. *C. gaetula* Sants.
Fig. 21. *C. viatica* st. *tonsilis* Sants.
Fig. 22 à 26.— Thorax et pétiole de femelle de:
Fig. 22. *C. gaetula* Sants.
Fig. 23. *C. viatica mauritanica* Em.
Fig. 24. » » » v. *opaciventris* Sants.
Fig. 25. » » » v. *occidentalis* Sants.
Fig. 26. *C. bicolor nodus* v. *desertorum* For.
Fig. 27 à 29. — Thorax et pétiole de mâle de:
Fig. 27. *C. bicolor* F.
Fig. 28. *C. viatica mauritanica* v. *opaciventris* Sants.
Fig. 29. *C. gaetula* Sants.
Fig. 30 à 34. — Palpes maxillaires d'ouvrière de:
Fig. 30. *C. (Cataglyphis) albicans* Rog.
Fig. 31. *C. (Monocombus) cursor*. Fonsc.
Fig. 32. *C. (Machaeromyrma) bombycina* Rog. soldat.

Fig. 33. *C. (Cataglyphis) bicolor* F.
Fig. 34. *C. (Monocombus) viatica* F. v. *velox* Sants.
Fig. 35. — *C. (M.) bombycina* Roger. Tête du soldat, montrant la disposition des macrochètes du clypeus et d'une mandibule. L'autre mandibule est dessinée sans ces poils pour ne pas encombrer la figure. Les poils du bord externe sont vus en raccourci, il se dirigent sous l'organe.
Fig. 36. — Tibia de *C. bicolor setipes* v. *turcomanica* Em. grossi 60 fois, pour montrer la pilosité.
Fig. 37. — Tibia de *C. bicolor nodus* v. *desertorum* For. grossi 60 fois pour montrer la pilosité.


1
6
12
22
2
7
23
13
3
8
14
24
15
26
4
9
16
10
5
17
11
18
20
21
19



…AAGLYPHIS.

Tome 36. nº 3. — Mars 1929.

Das Gebiss von Varanus niloticus L. und von Dracaena guianensis Daud.

Ein Beitrag zur Kenntnis des Reptiliengebisses, nebst einem Anhang über die Entstehung der Zahnformen im allgemeinen

von

Bernhard PEYER.

Mit 9 Textfiguren.

EINLEITUNG.

Die vorliegende, vor längerer Zeit durchgeführte Untersuchung bildete 1919 einen Beitrag zu der als Manuskript überreichten Festschrift für Prof. Otto Stoll in Zürich. Verschiedene Umstände verzögerten die Publikation. Im Jahre 1922 ist Prof. Stoll gestorben, aber das Gedächtnis an sein anregendes, vielseitiges wirken ist noch lebendig. Die kleine Arbeit ist ein Zeichen dankbarer Erinnerung an den grossen Forscher und Lehrer Stoll.

Die eigenartigen Zahnformen von *Varanus niloticus* L., sowie von *Dracaena guianensis* Daud. haben schon lange die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gezogen. In Richard Owen's *Odontography* (1840-45 [1]) finden sich schon beide Formen beschrieben und abgebildet (*Varanus niloticus*, Text S. 264, Atlas Pl. 68, Fig. 4; *Dracaena* unter der Bezeichnung *Thorictes Dracaena* D. & B,. Text S. 255, Atlas Pl. 66, Fig. 6). Später wurde dann für den Nilvaran von Lönnberg (1903-1904) durch Untersuchung des Mageninhaltes festgestellt, dass die von der Gebissnorm der Familie der Varaniden abweichende Form der Zähne von *V. niloticus* zusammenhängt mit einer besonderen Ernährungsweise. Für

[1] Die hinter den Autornamen in Klammer beigefügten Jahreszahlen beziehen sich jeweils auf das Literaturverzeichnis am Schluss der Arbeit.

Dracaena guianensis, jene seltene, grosse Echse, welche zur Familie der Tejiden gehört und im Amazonasgebiete, sowie in Guyana vorkommt, erbrachte HAGMANN (1910), ebenfalls durch Untersuchung des Mageninhaltes, denselben Nachweis. Aus einer *Dracaena* betreffenden Anmerkung OWENS (*op. cit.*, S. 255) muss übrigens entnommen werden, dass schon er diesen Zusammenhang kannte, oder wenigstens vermutete. In grossen Zügen sind demnach diese beiden Fälle von Spezialisation des Reptiliengebisses schon lange bekannt. In der folgenden Untersuchung kann es sich daher nur darum handeln, die frühern Ergebnisse zu ergänzen und sodann anhangsweise deren prinzipielle Bedeutung zu erörtern.

Bevor ich beginne, möchte ich Herrn Geheimrat Richard v. HERTWIG, Herrn Professor C. ZIMMER und Herrn Professor L. MÜLLER-MAINZ, in München, meinen aufrichtigen Dank aussprechen für die mannigfache Förderung, welche ich auch hinsichtlich dieser Arbeit im Münchner zoologischen Institute wie in der zoologischen Staatssammlung erfahren habe.

I.

DIE ZÄHNE VON *VARANUS NILOTICUS*.

Entsprechend ihrem ausgedehnten Verbreitungsgebiete haben die verschiedenen Arten von Varan-Echsen sich an recht verschiedene Lebensbedingungen angepasst; BREHM's *Tierleben* (5. Bd. der 4. Auflage, S. 123 und folg.) gibt davon eine recht anschauliche Schilderung. Ob es sich nun aber um Wüstentiere handelt, oder um Formen, die fast richtige Wassertiere geworden sind — immer sind die Varaniden überaus flinke Räuber, und deshalb wundert es uns nicht, alle mit denselben spitzkegelförmigen, seitlich komprimierten Zähnen ausgerüstet zu sehen. (Eine gute Vorstellung von diesem Varanidengebiss gibt die vortreffliche Abbildung eines Varanschädels, welche sich in den neueren Auflagen von ZITTEL's *Grundzüge der Palaeontologie* findet: II. Aufl., Fig. 341, S. 208; IV. Aufl., Fig. 357, S. 255.)

Schon R. OWEN (*Odontography*, S. 264) hebt nun aber hervor, dass bei ältern Individuen von *V. niloticus* die hintern Zähne stumpf, höckerförmig seien. (Seine weitere Angabe « alle andern

Varane haben schneidende Zähne » ist dahin zu berichtigen, dass stumpfe hintere Zähne noch bei wenigen andern Varanen auftreten können, z. B. bei *Varanus ocellatus*, sowie an einem in der Münchner Sammlung befindlichen, nicht näher bestimmten Schädel eines *Varanus* von den Philippinen. Wie mir Professor MÜLLER-MAINZ freundlichst mitteilte, kommen diese Gebissdifferenzen bei nahe verwandten Formen vor, welche nach den übrigen Merkmalen kaum auseinander zu halten sind.

Wie schon erwähnt, hat nun LÖNNBERG (1903-04) für den Nilvaran von Kamerun durch Untersuchung des Mageninhaltes festgestellt, dass die Hauptnahrung dieser Echse aus grossen Landschnecken (Achatinen) besteht, und er hat auf den Zusammenhang hingewiesen, der notwendigerweise zwischen dieser Ernährungsart und der Ausbildung eines stumpf-höckerigen Schalenknackgebisses bestehen muss. In BREHM's *Tierleben* (Bd. 5 der IV. Aufl., S. 129) werden die Beobachtungen LÖNNBERGS auch für die Nilvarane vom Kongo bestätigt, « und auch ein von WERNER untersuchtes



FIG. 1.

Varanus niloticus L., juvenil.

Unterkiefer eines Exemplares von 22 mm Schädelbasislänge.

Exemplar aus dem Sudan, das seinen Magen mit Süsswasserkrabben (*Potamon*) gefüllt hatte, trug abgerundete Zähne in beiden Kiefern ». Es wäre wünschenswert, dass in allen Fällen, wo *Varanus*-Arten mit stumpfhöckerförmigen Zähnen auftreten, auch die Nahrungsweise festgestellt würde.

Der junge *Varanus niloticus* besitzt noch ein durchaus homodontes, aus spitzigen Kegelzähnen zusammengesetztes Gebiss. Figur 1 zeigt den Unterkiefer eines Exemplares von 22 mm Schädelbasislänge. Wie entstehen nun die stumpfen Formen der hintern Zähne bei alten Varanen ? Sind sie nur das Resultat von Zahnabnutzung, oder von veränderter Anlage der Ersatzzähne ?

Aus Figur 2 geht nun ohne weiteres hervor, dass die Anlage der Ersatzzähne beim alten Varan ganz anders geformt ist, als diejenige junger Tiere. Es standen mir keine Zwischenformen zwischen der in Figur 1 abgebildeten Jugendform und völlig ausgewachsenen Individuen zur Verfügung. Es darf aber mit der grössten Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass die Zahnanlage, welche beim juvenilen Nilvaran (der Form des funktionierenden Zahnes nach zu schliessen, direkt beobachten konnte ich nicht) spitz sein muss, mit jeder neuen Zahngeneration stumpfer wird, bis dann bei alten Individuen die Zahnscherbchen in Form von flachen Näpfchen

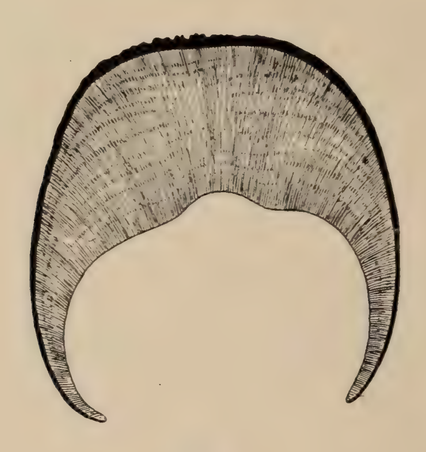


Fig. 2.

Varanus niloticus L.

In Ausbildung begriffener Ersatzzahn eines alten Exemplares. Schmelz schwarz getuscht. Vergr. 10½ : 1. Vertikalschliff.

angelegt werden, welche der obern Kuppe des späteren Zahnes entsprechen. Der cylindrische Hauptteil entsteht später. Somit wird die stumpfe Form der hintern Zähne im Gebiss des Nilvaran's in erster Linie durch veränderte Form der Zahnanlage hervorgerufen. Durch Zahnabnutzung wird dann manchmal die Zahnform noch weiter verändert, indem bei der starken Beanspruchung die flache Schmelzkuppe völlig verschwinden kann. Dann hat der Zahn reine Cylinderform angenommen; auf der ebenen Kaufläche tritt das Zahnbein frei zu Tage; der Schmelz umschliesst als oben offenes Rohr den Dentincylinder.

Die Strukturverhältnisse der stumpf-höckerförmigen Zähne von *Varanus niloticus* sind, abgesehen von der Zahnbasis, so ziemlich dieselben geblieben wie bei den spitzigen Kegelzähnen der übrigen Varaniden, wie ja überhaupt der feinere Bau der Zähne bei den meisten Reptilien ziemlich einförmig erscheint, verglichen mit den mannigfaltigen Strukturen der Fischzähne. Unter der kräftigen Schmelzkuppe liegt eine Dentinschicht, welche von überaus gleichmässig verteilten zarten Dentinröhrchen durchsetzt ist. Auf Ver-



Fig. 3.

Varanus niloticus L.

Horizontalschliff durch einen Ersatzzahn (Vergr. 10½ : 1).

tikalschliffen finden sich im Dentin in ziemlich regelmässigen Abständen concentrisch angeordnete, dunklere Streifen, welche jedenfalls Wachstumsabsätze bezeichnen, sog. Konturlinien.

Die Schmelzschicht lässt an ihrer Basis eine horizontale Schichtung erkennen. Im obern Teil der Zahncalotte der stumpfen hintern Zähne von *Varanus niloticus* weist die Schmelzoberfläche eine feine Riefung auf. Dieselbe Riefung lässt sich bei Lupenvergrösserung auch an den plattenförmigen Zähnen von *Dracaena guianensis* wahrnehmen. Auch manche der Pflasterzähne von *Placodus* sind (laut Beschreibung, vergl. Zittel, *Grundzüge der Palaeontologie*, Bd. II, 2. Aufl. 1911, S. 238) an ihrer Oberfläche von feinen Runzeln bedeckt. In allen diesen Fällen handelt es sich um Schalenknackgebisse (siehe auch Seite 11): da liegt der Gedanke nahe, diese Schaffung einer rauhen Oberfläche in ihrer

funktionellen Bedeutung zu vergleichen mit den Rauhigkeiten, mit denen die Wangen eines eisernen Nussknackers versehen sind.

Besondere Eigentümlichkeiten weist die Zahnbasis auf, welche schon äusserlich eine derbe vertikale Furchung erkennen lässt.



Fig. 4.

Varanus niloticus L.

Horizontalschliff durch die Basis eines der hinteren stumpfen Zähne. Pulpahöhle und deren Verzweigungen schwarz getuscht.

Vergr. 8 : 1. Uebersichtsbild.

Dieser äusserlichen Furchung entspricht, wie der in Figuren 4 und 5 abgebildete Horizontalschliff zeigt, eine sehr verwickelte Faltung des Dentines von der Pulpahöhle aus, welche durch diese Faltung viele radial angeordnete Ausbuchtungen erhält. Diese Ausbuchtungen hinwiederum können sich weiter verzweigen. Es entsteht so ein Querschnittsbild, welches an Komplikation demjenigen eines einfacheren Labyrinthodontenzahnes nicht viel nachsteht (siehe Fig. 4 und 5). Auch bei den letzteren ist übrigens die Faltung des Dentines auf die basale Zahnpartie beschränkt. Wie mir Professor Broili freundlichst mitteilte, zeigt auch die Faltung des Dentines an den Zähnen der *Champsosauridae* (einer aus der obern Kreide und dem untern Eocaen beschriebenen, ausgestorbenen Reptilfamilie, welche zu den Rhynchocephalen gerechnet wird) ein sehr ähnliches Bild.

Alle diese « labyrinthodonten » Zähne, ob sie nun bei Fischen (z. B. *Holoptychius*, *Saurichthys*), bei Amphibien (stereospondyle Stegocephalen *sive* Labyrinthodontidae) oder Reptilien (*Champso-*

sauridae, Ichthyosaurier, manche *Varanusarten*) vorkommen, scheinen mir nun in folgenden Zügen übereinzustimmen:

1. Die Faltung findet sich hauptsächlich oder ausschliesslich an der Zahnbasis.
2. Der Zahn ist in der Regel mit der knöchernen Unterlage fest verwachsen (Ausnahme: die lose in einer Knochenrinne steckenden Zähne der Ichthyosaurier).
3. Der basale Zahnteil ist im Verhältnis zum übrigen Zahn sehr gross.



Fig. 5.

Varanus niloticus L.

Partie aus dem in Figur 4 abgebildeten Schliff bei stärkerer Vergrösserung.

Es erscheint mir nun nicht unwahrscheinlich, dass die Bildung von Plicidentin, die Ausbildung der labyrinthodonten Struktur, funktionell folgendermassen bedingt ist:

Die Art der Beanspruchung erforderte eine sehr solide Befestigungsweise des Zahnes. Diese wurde erreicht durch eine Vergrösserung der Haftfläche und damit des basalen Zahnteiles. Für die so vergrösserte Zahnpartie war eine massive Anlage nicht mehr

erforderlich. Die Verzweigung der Pulpahöhle, die Faltung des Dentines dürfen wir also mit einer Einsparung von Baumaterial in Zusammenhang bringen, und dies um so eher, als im ganzen Tier- und Pflanzenreiche die Beispiele für eine solche Oekonomie in der Ausbildung der Stützgewebe, eine Beschränkung auf das funktionell Notwendige, überaus zahlreich sind. Bei der Ausbildung von Trabeculardentin scheint dasselbe Ergebnis, die Einsparung von Baumaterial, auf andere Weise erreicht zu werden.

Zum Fall von *Varanus niloticus* ist noch Folgendes zu bemerken: Die pleurodonte Befestigungsweise, welche den Varaniden von



Fig. 6.

Varanus niloticus L.

Schliff durch einen Zahn bei stärkerer Vergrösserung.

Haus aus eigen ist, erscheint überaus ungünstig für die Art der Beanspruchung, wie sie bei dem Schalenknackgebiss von *Varanus niloticus* auftritt. Es scheint mir wahrscheinlich, dass die ungünstige schräge Lage der Befestigungsfläche des Zahnes am Kiefer durch eine sehr grosse Ausdehnung dieser Fläche compensiert werden musste, worauf dann diese Vergrösserung der Zahnbasis die Ver-

zweigung der Pulpahöhle, und damit den labyrinthodonten Bau, nach sich zog.

Wie allmählig erst in der Ontogenese des einzelnen Zahnes die labyrinthodonte Komplikation sich herausbildet, zeigt Figur 3, ein Horizontalschliff nahe der Basis durch einen Ersatzzahn, der etwa die Hälfte seiner Länge erreicht hat. Aus demselben ist die Bildung der radialen Dentinlamellen ersichtlich. An einigen Stellen entspricht je einer solchen Lamelle äusserlich eine Einziehung.

An der Basis der seitlich komprimierten, spitz kegelförmigen Zähne von *Varanus salvator* treten nur wenige, verhältnismässig einfache Dentinfalten auf.

Zum Schluss des Abschnittes über die Zähne von *Varanus niloticus* sei noch eine Bemerkung palaeontologischer Natur vorgebracht: Der Uebergang vom spitzen Kegelzahn zum stumpfen, cylindrischen Zahne bei *Varanus niloticus*, zum eigentlichen Pflasterzahn bei *Dracaena guianensis*, welcher Uebergang sich postembryonal im Leben des einzelnen Individuums vollzieht, ist insofern ein besonders bemerkenswerter Fall von Altersdifferenz bei Zähnen, als es sich nicht nur um eine Formveränderung durch Abnützung, sondern hauptsächlich um veränderte Anlage der spätern Ersatzzähne handelt. Es wird dadurch illustriert, wie sehr verschiedene Zähne unter Umständen von ein und derselben Reptilart fossil erhalten werden können.

II.

DIE POSTEMBRYONALEN FORMVERÄNDERUNGEN DER SCHÄDELKNOCHEN *VON VARANUS NILOTICUS.*

Es ist überaus wahrscheinlich, wo nicht als sicher anzunehmen, dass die im Folgenden zu beschreibenden Veränderungen der Schädelknochen bei *Varanus niloticus* in strikter Correlation zur Ausbildung des stumpfhöckerigen Schalenknackgebisses stehen, ja dass sie als eine direkte Folge dieser Gebisspezialisation aufzufassen sind. Diese Veränderungen sind schon von Lönnberg (1903-04, Seite 70 u.f.) beschrieben worden. Ich konnte seine Angaben an mehreren Schädeln von *Varanus niloticus* aus der Münchner Staatssammlung bestätigen, von denen jedoch keiner die für diese Art

geradezu riesigen Dimensionen des von Lönnberg beschriebenen Exemplares aufwies. Wie schon von diesem Untersucher hervorgehoben wurde, unterscheiden sich alte Schädel von *Varanus niloticus* einerseits, Schädel von jungen Tieren derselben Species, sowie ausgewachsene Schädel anderer *Varanus*-Arten mit spitzigen Kegelzähnen, insbesondere von *Varanus salvator* Laur. anderseits hauptsächlich durch folgende Züge von einander:

1. Der Unterkiefer am jugendlichen *Varanus niloticus*-Schädel ist (siehe Textfig. 1), wie auch bei *Varanus salvator*, schlanker gebaut. Die dorsale Kante des Dentale ist nur schwach konkav. Der alte *Varanus-niloticus*-Unterkiefer dagegen ist viel massiver; das Dentale stärker gekrümmt. Insbesondere sind der Coronoidfortsatz und der Gelenkteil nicht nur absolut, sondern auch relativ stärker geworden. Die Gelenkfläche hat in querer (ektal-entaler) Richtung eine Verbreiterung erfahren.

2. Das Parietale reicht am jungen *V. niloticus*-Schädel und bei *V. salvator* verhältnismässig weniger weit caudalwärts. Seine obere dorsale Fläche ist bis zu der Stelle, wo die hinteren Fortsätze abgehen, völlig eben. Durch diese ebene Fläche werden die Ursprungsflächen des *M. temporalis* jeder Schädelhälfte von einander getrennt. Beim alten Nil-Varan dagegen reicht der Ursprung der Mm. temporales im hinteren Teil des Parietale längs einer Crista bis an die Medianlinie, und das Parietale erstreckt sich weiter caudalwärts.

3. Die beiderseitigen Pterygoide sind beim jungen Nil-Varan und bei *V. salvator* durch einen weiten Zwischenraum getrennt. Dagegen sind sie ventralwärts nur wenig ausgebogen, beschreiben also einen nach unten nur wenig konvexen, flachen Bogen. Im Zusammenhang damit ist der Processus basipterygoideus jederseits, mit welchem das Pterygoid der entsprechenden Seite artikuliert, und so einen Stützpunkt findet, mehr lateral als ventralwärts gerichtet. An dem Schädel von 27 mm Basislänge, von welchem der zugehörige Unterkiefer (Textfig. 1) abgebildet wurde, sind die Basipterygoidfortsätze nahezu frontal gestellt. Am alten *V. niloticus*-Schädel dagegen ist der Zwischenraum zwischen den beiden Pterygoiden verhältnismässig viel kleiner. Die Basipterygoidfortsätze sind mehr nach abwärts, als lateralwärts gerichtet, und dementsprechend beschreiben die mit ihnen verbundenen Pterygoide eine sehr ausgesprochene Krümmung, deren Konvexität

ventralwärts gerichtet ist. Hand in Hand damit geht eine Aenderung in der Stellung jenes spezifischen Reptilienknochens, des *Os transversum* jederseits, welches das Pterygoid mit dem Maxillare verbindet. Bei jungen Nilvaranen verlaufen die beiden Transversa, wie auch bei *Varanus salvator*, in caudaler Richtung leicht divergierend, während bei älteren Nilvaranen diese Knochen parallel verlaufen und schliesslich entschieden caudalwärts konvergieren.

4. Die beiden Frontalia werden gedrungener. Zur Veranschaulichung dieser Formveränderung mögen einige wenige Längen-Breiten-Indices von Frontalia dienen. Diese rohen Vergleichswerte wurden in der Weise gewonnen, dass die Länge der Frontalia in der mit hundert multiplizierten Breite beider Frontalia zusammen (gemessen an einer bestimmten Stelle) dividiert wurde. Die Breite wurde nicht da gemessen, wo sie am grössten ist, an der Naht mit dem Parietal, da die Variation der spitz-ausgezogenen, posterolateralen Fortsätze für die Gesamtform des Knochens von geringerer Bedeutung ist, sondern etwas vor dem vordern Ende der Postfrontalia. Der so gewonnene Längen-Breiten-Index der Frontalia beträgt bei:

Varanus niloticus (Schädellänge 22 mm) $\frac{3.100}{9} = 33{,}3$;

Varanus salvator (Schädellänge 116 mm) $\frac{15.100}{34} = 44$;

Varanus niloticus (Schädellänge ca. 73 mm) $\frac{10{,}5.100}{20} = 52{,}5$;

Varanus niloticus (Schädellänge ca. 112 mm) $\frac{19.100}{28} = 67{,}8$.

Es scheint, dass an der Veränderung der Schädelform, die hauptsächlich in einem Gedrungenerwerden besteht, mehr oder weniger alle Knochen beteiligt sind. Lönnberg (1903-04) hat das Verhalten von einigen weiteren Schädelknochen beschrieben [1]. Es würde jedoch zu weit führen, weiter darauf einzugehen. Nur auf die relativ stärkere Ausbildung des *Os jugale* bei älteren Nilvaranen gegenüber jungen Schädeln derselben Species und erwachsenen Schädeln anderer *Varanus*-Arten sei noch kurz hingewiesen. Es

[1] Was hiervon speziell die Formveränderung der Praemaxillaria anlangt, so scheint dieselbe erst bei sehr alten Schädeln hervorzutreten. An den mir vorliegenden Schädeln waren noch keine grössern Unterschiede erkennbar; ebensowenig Aenderungen in der Stellung des Epipterygoides auf dem Pterygoide.

ist nicht ausgeschlossen, dass die knöcherne Verbindung vom Jugale zum Postfrontale, welche die heutigen Varaniden nicht mehr besitzen, bei *Varanus niloticus* wieder im Werden begriffen ist.

III.

DAS GEBISS VON *DRACAENA GUIANENSIS* DAUD.

Es wurde gleich anfangs erwähnt, dass schon R. Owen in der *Odontographie* dem Gebiss von *Dracaena* besondere Beachtung geschenkt hat. Später wird auch von Boulenger (1885, S. 337), die Form der hintern Zähne besonders erwähnt. Hagmann (1910) stellte durch Untersuchung des Mageninhaltes fest, dass sich

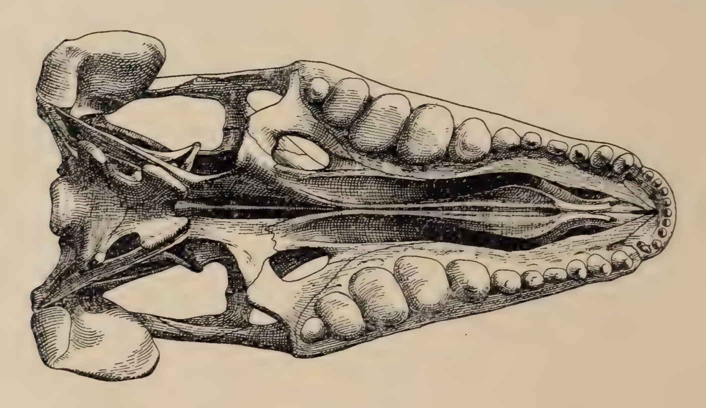


Fig. 7.
Dracaena guianensis Daud.
Schädel, Ventralansicht (Nat. Grösse).

Dracaena guianensis hauptsächlich von mit kräftigen Gehäusen versehenen Schnecken nährt. (Nach Hagmann sollen es Paludiniden sein, da aber solche aus dem betreffenden Gebiet nicht bekannt sind, wie mir Herr Beneficiat Weber (München) freundlichst mitteilte, so dürfte es sich wohl eher um Ampullarien handeln. Durch die Feststellung Hagmann's wird eine ältere, unzutreffende Angabe richtig gestellt. E. A. Goeldi (1897, S. 650) konnte im Zoologischen Garten des Museums zu Para eine *Dracaena*, die lange alles Futter verschmäht hatte, mit zerhackten Fischen füttern und schloss

daraus, dass sich das Tier auch in Freiheit von Fischen nähre. Demgegenüber ist, wie gesagt, durch HAGMANN festgelegt, dass die Hauptnahrung von *Dracaena* aus dickschaligen Schnecken besteht. Die im Zusammenhang mit dieser Ernährungsweise stehende Umbildung des ursprünglich spitzzahnigen Reptilgebisses zu eigentlichen Pflasterzähnen ist hier offenbar entschieden noch weiter gediehen, als bei *Varanus niloticus* L., zu welchem *Dracaena* offensichtlich einen reinen Konvergenzfall bildet [1]. Da mir von *Dracaena guianensis* nur ein einziger, allerdings vorzüglich präparierter Schädel zu Gebote stand (von L. MÜLLER-MAINZ im untern Ama-

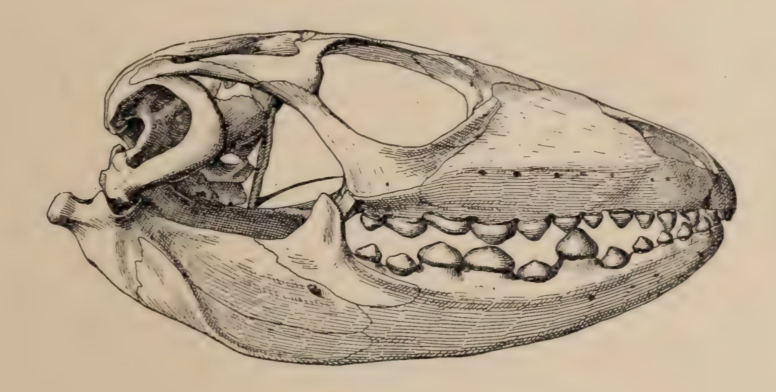


FIG. 8.
Dracaena guianensis Daud.
Schädel, Lateralansicht (Nat. Grösse).

zonasgebiet gesammelt), so war es mir hier nicht, wie bei *Varanus niloticus*, möglich, die Zahnstruktur auf Schliffen mikroskopisch zu untersuchen. Dagegen schien es mir angezeigt, durch die beiden Abbildungen [2] (Fig. 7 und Fig. 8) besser als durch eine lange Beschreibung zu zeigen, wie sehr sich *Dracaena guianensis* von der Gebissnorm ihrer Familie, derjenigen der Tejiden, entfernt hat.

[1] Inzwischen hat auch L. DŒDERLEIN (1921) in einer an neuen Gesichtspunkten reichen Arbeit über das Gebiss der Wirbeltiere in der Münchner Sammlung denselben Schädel von *Dracaena* untersucht und abgebildet, der Fig. 7 und 8 der vorliegenden Arbeit bildlich wiedergegeben ist.

[2] Für die naturgetreue, klare Ausführung der Zeichnungen bin ich dem leider inzwischen verstorbenen Universitätszeichner A. BIRKMAIER sehr zu Dank verpflichtet.

Besonderes Interesse bietet die Befestigungsweise der Zähne an den Kiefern. Während diese bei *Varanus niloticus* L. zeitlebens pleurodont bleibt (wobei wahrscheinlich, wie oben ausgeführt, die ungünstige schiefe Lage der Befestigungsfläche eine grosse Ausdehnung derselben notwendig macht), so ist bei der ausgewachsenen *Dracaena* (wenigstens an dem mir vorliegenden Münchner Exemplar, in weniger ausgesprochenem Masse auch bei *Tupinambis teguixin* L. sp.) die ursprüngliche Pleurodontie des Tejidengebisses verwischt. Der Zahn sitzt nicht mehr an der innern Seite des Kiefers, sondern auf demselben. Dadurch jedoch, dass Aussen- und Innenseite des Zahnsockels verschieden hoch sind, bildet der vorliegende Fall einen Uebergang von Pleurodontie zu Akrodontie, wie es auch Boulenger (1885, S. 337) ähnlich bezeichnet. Vergleiche hierzu das Schema (Fig. 9).

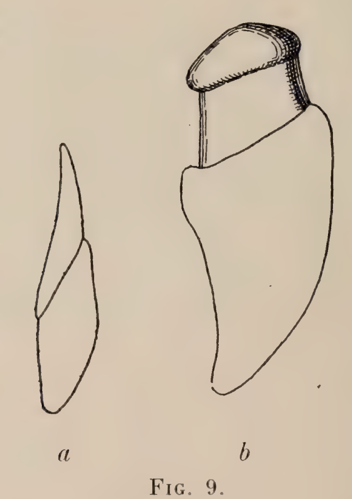


Fig. 9.
Schemata zur Befestigungsweise der Zähne:
Fig. 9*a*. Rein pleurodonte Befestigungsweise.
Fig. 9*b*. Verwischte Pleurodontie.

Die jüngern Stadien von *Dracaena*, welche mir bei der Seltenheit des Materials nicht aus eigener Anschauung bekannt sind, dürften jedenfalls noch rein pleurodont gewesen sein. Den Anstoss zur Veränderung gab jedenfalls auch hier der Umstand, dass eine rein pleurodonte Befestigungsweise für die stärkere funktionelle Beanspruchung des Schalenknackgebisses nicht mehr genügte.

Es darf jedenfalls auch mit der stärkeren Knochenbildung an der lingualen Seite des Kieferrandes in Zusammenhang gebracht werden, dass bei *Dracaena* die Ersatzzähne in Höhlungen des Knochens entstehen (welche Eigentümlichkeit sich auch bei dem später zu nennenden *Placodus* findet). Vielleicht ist es berechtigt, die Sache so auszudrücken: Die Ersatzzähne haben die ursprüngliche pleurodonte Lage beibehalten; der Knochen ist darum herum gewachsen. Doch können hier natürlich nur Untersuchungen an grösserem Material sicheren Aufschluss geben.

Bei *Dracaena guianensis* ist die Einrichtung des Schalenknackgebisses gegenüber *Varanus niloticus* noch vollkommener ausgebildet. Wenn wir uns auch hier nach damit zusammenhängenden Aenderungen im Bau des Schädels umsehen — wobei es mir leider nicht möglich war, weitere, namentlich jüngere Schädel derselben Species zu vergleichen — so wäre man versucht, bei einem Vergleiche nur mit *Varanusschädeln* die Stellung der Pterygoide und der Transversa, die kräftige Ausbildung der Verbindung in Jugale Postfrontale (Postorbitale), die massive Ausgestaltung des vordern Schädelteiles, die Verbreiterung und weit gediehene Fixierung des Quadratums und die innige Verbindung der dem Unterkiefer zusammensetzenden Knochen untereinander — alle diese Charaktere mit der genannten Ausbildung des Gebisses in Zusammenhang zu bringen. Wenn wir uns aber andere Schädel aus der Familie der Tejiden, zu welchen *Dracaena* gehört, daraufhin ansehen, so finden wir, dass auch sie, und von ferner stehenden Formen z.B. auch die Iguaniden, alle diese Charaktere auch besitzen, obwohl sie daneben ein mehr oder weniger homodontes [1], nur auf Zuschnappen eingerichtetes Gebiss aufweisen. Um sicher zu ermitteln, welche Züge im Bau des Schädels von *Dracaena* mit der eigenartigen

[1] Der Ausdruck « homodont » ist hier vielleicht, buchstäblich genommen, überhaupt nicht mehr am Platze; denn Abweichungen der Zähne nach Grösse und Form sind häufig. Es können im selben Gebiss einfache Kegelzähne und Zähne mit Nebenspitzen vorkommen. Bei *Tupinambis nigropunctatus* Spix sind die Zähne des Praemaxillare dreispitzig, meisselförmig, indem die drei Spitzen gleiche Höhe besitzen. Die einfachen Kegelzähne des Maxillare sind so angeordnet, dass sich die grössten Zähne etwa senkrecht unter dem vordern Ende der Orbita befinden. Von da an nimmt die Zahngrösse nach vorn und hinten gleichmässig ab. Im vordersten Teil des Maxillare findet nochmals ein solches, allerdings weniger bedeutendes Anschwellen und Abnehmen der Zahngrösse statt. An einem Schädel von *Ameiva ameiva* (L.) (*Ameiva vulgaris* Lichtenst.) von 42 mm Basislänge waren umgekehrt die Praemaxillarzähne einfach kegelförmig, während die Maxillarzähne kleine Nebenspitzen aufwiesen.

Ausbildung des Gebisses direkt zusammenhängen, wäre es, zumal bei der Bedeutung, welche hier dem verschiedenen Alter der Schädel zukommt, unbedingt erforderlich, ein grösseres Material zu untersuchen. Was die Form der Zähne anlangt, so scheint *Tupinambis teguixin* L. sp. etwa in der Mitte zu stehen zwischen einem homodonten Gebiss aus spitzen Kegelzähnen und dem Zustande bei *Dracaena*.

Zum Unterschiede von den meisten Säugetiergebissen dürfte die Funktion des Gebisses von *Dracaena* in einem blossen Zerknacken, nicht in einem eigentlichen Kauakte, bestehen. Nach der Form des Quadrato-Artikular-Gelenkes erscheint eine Verschiebung des Unterkiefers nach vorwärts oder rückwärts völlig ausgeschlossen. Allerhöchstens könnte eine sehr beschränkte Bewegung in ektalentaler Richtung möglich sein; doch erscheint auch diese sehr unwahrscheinlich. Natürlich müsste erst genauer, als es an einem einzigen Trockenskelett möglich war, untersucht werden, wie weit das Quadratum wirklich fixiert ist, und sodann ist zur Beurteilung der ganzen Frage eine Untersuchung der Kaumuskulatur in erster Linie unumgänglich notwendig. Erst dann wäre es auch möglich, das heterodonte Gebiss des Sauriers *Dracaena*, der keinen untern Jochbogen besitzt, mit der von Bluntschli (1911) in einleuchtender Weise begründeten Anschauung in Einklang zu bringen, dass bei allen recenten Reptilien das Nichtbestehen von Mahlzähnen verständlich ist, weil die Vorbedingungen für jenen Wirkungskomplex nicht erfüllt sind, der in der mechanischen Relation zwischen einem untern, von hinten und etwas seitlich in den zahntragenden Kieferteil des Schädels sich festsetzenden Jochbogen und den hintern Elementen der Oberkieferzahnreihe festgestellt wird. Soviel lässt sich indessen jetzt schon sagen, dass die hintern Zähne von *Dracaena*, so molariform sie auch aussehen, und obwohl sie nicht mehr zwischen einander greifen, sondern obwohl obere und untere Zähne im hintern Teile des Gebisses einander direkt opponiert sind, doch keine triturierenden Mahlzähne sein dürften, sondern Pflasterzähne eines Knackgebisses.

Was den sonst bei Sauriern recht häufigen Zahnwechsel anbelangt, so würde ein solcher offenbar recht beeinträchtigend wirken. Es ist anzunehmen, dass mit der relativen Grösse der Zähne und damit der funktionellen Bedeutung des Einzelzahnes beim Gebiss

von *Dracaena* sich die Zahl der Zahngenerationen gegenüber homodonten Sauriern vermindert hat.

IV.

DAS GEBISS VON *PLACODUS*.

Zum Schluss sei noch auf einen weitern Fall hingewiesen, in welchem, wie schon seit langem erkannt worden ist, ein ähnliches muschelknackendes Gebiss in vollendeter Ausbildung erscheint, nämlich auf die ausgestorbene, in der europäischen Trias vorkommende Reptilienfamilie der *Placodontidae*. (Vergl. die Abbildungen z. B. bei Broili, in Zittels *Grundzüge der Palaeontologie*, II. Abteilung, 3. Aufl., S. 239, München, 1911 — oder bei Stromer, *Lehrbuch der Palaeozoologie*, II, S. 103, Leipzig, 1912, sowie die dort genannten Originalabhandlungen.) Die bei allen derartigen Gebissformen sich einstellende Verkürzung der Kiefer ist hier recht weit gediehen; ebenso die Konsolidierung der Schädelknochen. Entsprechend der Wirkungsweise eines einarmigen Hebels stehen die grössten Zähne am weitesten nach hinten. Nur aus der speziellen Funktion wird die Stellung der Zähne verständlich. Während nämlich die grossen hinteren Zähne der Gaumenplatte mit ihrem Innenrande der Medianebene des Körpers recht nahe kommen, sind die entsprechenden Unterkieferzähne durch einen viel weiteren lateralen Abstand von der Medianlinie und damit von einander getrennt. Bei geschlossenen Kiefern trifft also ein grosser Teil der hintersten Gaumenzahnplatte jederseits nicht auf einen Antagonisten im Unterkiefer, sondern ragt frei in die Mundhöhle. Gerade dieser Teil aber gelangt vornehmlich zur Wirkung, wenn zwischen Ober- und Unterkiefer eine Schnecke oder eine Muschel eingeschoben ist, die zerknackt werden soll.

Abel (1912) rechnet in seiner vortrefflichen *Palaeobiologie* (S. 486 u. f.) das Placodusgebiss zu den Mahl- und Reibgebissen der durophagen Wirbeltiere. Aus dem eben genannten Grunde kann ich diese Ansicht nicht teilen. Vielmehr dürfte auch hier ein nach Art eines Nussknackers — diese Bild wurde von Lönnberg für *Varanus niloticus* vergleichsweise angewendet — wirkendes Schalenknackergebiss vorliegen. Erst eine genaue Untersuchung

der Kaumuskulatur und der Verhältnisse des Kiefergelenkes bei gleichartigen recenten Gebissen würde mit Sicherheit ergeben, wie weit eine mahlende, reibende Bewegung ausgeschlossen werden kann; doch lässt sich jetzt schon sagen, dass eine solche in den genannten Fällen sehr unwahrscheinlich ist.

Bisher kannte man von den ausgestorbenen *Placodontia* nur sehr wenig; selbst die systematische Stellung liess sich bisher nicht mit Sicherheit angeben. Die Bearbeitung eines glücklichen Fundes der neuesten Zeit durch F. Drevermann wird hierüber Klarheit schaffen. So wenig wir aber auch zurzeit von *Placodus* wissen, so scheint es mir kein zu gewagter Analogieschluss, wenn wir annehmen, dass die breiten Pflasterzähne von *Placodus* aus den spitzen Kegelzähnen des ursprünglichen Reptilgebisses in ähnlicher Weise hervorgegangen sein mögen, wie wir es heute noch in der postembryonalen Entwicklung der schalenknackenden *Dracaena guianensis* verfolgen können.

Es würde über den Rahmen dieser kleinen Untersuchung hinausgehen, wenn ich noch weitere Schalenknackergebisse bei Wirbeltieren, d. h. spezialisierte Gebissformen, die wir im Zusammenhange mit einer Ernährung hauptsächlich durch hartschalige Mollusken finden, eingehender erörtern wollte; doch seien wenigstens erwähnt die Gebisse mancher Rochen, und sodann von Säugetieren, Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus* Owen) und Walross (*Odobenus rosmarus*).

ANHANG.

Ueber die Entstehung der Zahnformen.

Es gibt wohl kaum ein Organsystem, das nicht der vergleichend-anatomischen und ökologischen Betrachtung eine ganze Reihe von oft bis zu wahrem Raffinement gediehenen Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse darzubieten hätte. Wenn diese Anpassungen insbesondere am Gebiss der Wirbeltiere schon seit sehr langer Zeit dem Naturforscher als besonders eindrucksvoll imponierten, so mag das daran liegen, dass es sich hauptsächlich um ohne weiteres makroskopisch leicht feststellbare Verhältnisse handelt, und sodann, weil das Gebiss zu den am allerbesten fossil erhaltungsfähigen Gebilden gehört und damit zu den jetzt lebenden Wirbel-

tieren das gewaltige Heer der ausgestorbenen Formen hinzukommt und uns die Geschichte der Gebisspezialisierung direkt historisch verfolgen lässt. Die mannigfachen Differenzierungen des Gebisses im Zusammenhang mit besonderen Verhältnissen sind von den Morphologen hauptsächlich seit GEGENBAUR, und sodann namentlich von den Palaeontologen eingehend verfolgt worden. Darüber, wie diese Vorgänge sich abspielten, hat man sich früher nicht weiter den Kopf zerbrochen; es waren eben « funktionelle Anpassungen » und damit gut. Da setzte mit August WEISMANN jene gewaltige Strömung ein, welche mit der Scheidung von Soma und Keimplasma in geradezu dogmatischer Weise schon die Möglichkeit einer Vererbung von Reizwirkungen verneinte. Eine ganze Menge von Erscheinungen, die früher unbesehen als Beweise einer sog. Vererbung erworbener Eigenschaften hingenommen worden waren, schieden vor der Präzision der WEISMANN'schen Anschauung ohne weiteres aus. Die Ergebnisse der modernen Vererbungsforschung sind, abgesehen von vereinzelten Experimenten (Frl. von CHAUVIN, SEMON, KAMMERER) nicht gerade ermutigend zur Annahme einer Vererbung von Reizwirkungen, welche wir notwendigerweise postulieren müssten, sobald wir der funktionellen Anpassung eine über das Individuum hinausreichende Bedeutung zuerkennen wollten [1]. Es war eine unausbleibliche Konsequenz der geschilderten geistigen Zeitströmungen, dass man sich nicht mehr dabei beruhigen konnte, die Differenzierungen des Zahnsystems ohne weiteres als funktionelle Anpassungen hinzunehmen. Man musste sich sagen, dass selbst für den eifrigen Verfechter der Annahme einer Vererbung von Reizwirkungen gerade die Anpassungen des Zahnsystems zu den am schwierigsten zu verteidigenden Positionen gehört, deswegen weil ja der Zahn, wenn er in Funktion tritt, von einem formunveränderlichen, starren, toten Panzer bedeckt ist, nämlich der Schmelzschicht [2], und somit während der Funktionsperiode seine Form

[1] Zu den negativen Ergebnissen ist allerdings zu bemerken, dass die Fragestellungen oft zu wünschen übrig liessen, dass meist Merkmale untersucht wurden, die zwar biometrisch präzis erfassbar waren, dabei aber von untergeordneter und nicht klar erfassbarer biologischer Bedeutung für das Tier, und dass drittens von viel zu kurzen Versuchszeiten Resultate erwartet wurden. Hauptsächlich aus diesen drei Gründen kann dem negativen Ausfall von Experimenten keine allzugrosse Bedeutung beigelegt werden.

[2] Der Einfachheit halber sei hier ganz abgesehen von schmelzlosen Zähnen, sowie von sog. wurzellosen Zähnen mit permanentem Wachstum, für welche dieser Einwand wegfällt.

nur durch Abnutzung ändern kann. Dieser Gedanke findet sich z. B. in E. STROMER's *Lehrbuch der Palaeozoologie*, II. Bd., S. 303, ausgesprochen.

Auch O. AICHEL (1915) kommt darauf zu sprechen in der Arbeit: *Das Problem der Entstehung der Zahnform.* Abgesehen von der Erwähnung dieses allgemeinen Gedankenganges braucht aber deswegen nicht auf jene Arbeit eingegangen zu werden, weil das von AICHEL zu Spekulationen über die Entstehung der Zahnform verwendete Tatsachenmaterial nicht stimmt. Was er an den Flossenstacheln der Welsgattung *Doras* für echte Zähne hielt, sind nur Knochenzäckchen. (Vergl. PEYER, 1922.)

Eine funktionelle Anpassung der Zahnform soll also deswegen von vorneherein ausgeschlossen sein, weil der Zahn, einmal gebildet, abgesehen von den Veränderungen durch Abnutzung, seine Form nicht mehr ändern kann. Meines Erachtens darf aber trotzdem der Ausdruck funktionelle Anpassung der Zahnform verwendet werden, wenn man folgende Möglichkeit in Betracht zieht:

Durch den starren, leblosen Panzer des Schmelzes hindurch werden infolge der Beanspruchung des Zahnes dem lebenden Gewebe Reize übermittelt (Reize dieser Art mögen z. B. in seltenen Fällen bei einem Schadhaftwerden der äussern Hülle die Bildung von irregulärem Dentin veranlassen). Aendert sich die Ernährungsweise, so wird die Beanspruchung der Zähne eine andere, und es werden entsprechend veränderte Reize übermittelt. Ist es da nicht wenigstens denkbar, dass diese veränderten Reize, wenn sie in genügender Intensität und genügend lange auf den Organismus wirken, ihn veranlassen, die nächstfolgende Zahngeneration etwas anders anzulegen, als die vorhergehenden Generationen. Auszuschliessen ist diese Möglichkeit nicht; weitgehende Anpassung der Zahnform an die Ernährungsweise kommt, im Zusammenhang mit dem Bau der Mundknochen und oft die ganze Architektur des Kopfes beeinflussend, in allgemeiner Verbreitung vor. Eine Erklärung der Zahnform aus den Kräften, die auf den in Bildung begriffenen Zahn wirken, ist wohl sicher auszuschliessen (siehe Seite ..). Der Fall von *Varanus* und von *Dracaena* ist deswegen zur Diskutierung dieser Möglichkeit geeignet, weil sich bei *Varanus* der Uebergang vom spitzen Kegelzahn zum halbkugeligen Pflasterzahn während des Lebens eines einzigen Individuums wohl ohne scharfen Sprung in einer ganzen Reihe von Zahngenerationen all-

mählig herausbildet. Suchen wir an diesem Fall uns eine Antwort zu gewinnen auf die Frage: Wie können wir uns die bei *Varanus niloticus* von einer Zahngeneration zur andern sich abspielenden leichten Aenderungen der Zahnform entstanden denken? Die Verfolgung der hier sich bietenden Möglichkeiten kann von Bedeutung werden für die Diskussion der Veränderungen des Säugetiergebisses, wo eine nicht zu ihrer Funktion passende Form eines Zahnes des permanenten Gebisses erst in der folgenden Generation bei der Anlage des bleibenden Gebisses « korrigiert » werden kann. So lang dieser Weg auch ist, so ist er doch der einzige, der ein Festhalten am funktionellen Charakter der Zahnanpassungen gestattet. Ich hoffe durch die Betrachtungen an *Varanus* wahrscheinlich zu machen, dass die Veränderungen, welche sich hier während des individuellen Lebens von einer Zahngeneration zur andern abspielen, prinzipiell nicht verschieden sind und dass sie uns helfen, die Vorgänge bei Säugetieren besser zu verstehen.

Der heute lebende *Varanus niloticus* wird schon in seinem Erbgute die Fähigkeit besitzen, während seines Heranwachsens erst spitze Kegelzähne, dann immer stumpfere und schliesslich fast halbkugelige Zähne zu bilden. Die vorliegende Betrachtung geht nur darauf aus, zu zeigen, dass diese Wandlung der Zahnform durch die Nahrungsänderung bedingt ist, und dass dieser Veränderungsprozess höchst wahrscheinlich im Laufe von vielen Generationen hereditär fixiert wurde, dass also nicht etwa ohne Einwirkung der Aussenwelt und Gegenreaktion des Organismus auf einmal eine Mutation mit stumpfen Zähnen auftrat, die dazu gleichzeitig alle korrelativen Veränderungen im Schädelbau ebenfalls rein mutativ erhalten hätte.

Im Folgenden sollen erst die Schwierigkeiten beleuchtet werden, zu denen die Annahme einer Veränderung der Zahnform unabhängig von Einwirkung der Aussenwelt und Gegenwirkung des Organismus führen; sodann wird an Hand der Befunde von *Varanus* versucht, die Veränderung der Zahnform auf eine Vererbung von Reizwirkung zurückzuführen, und schliesslich werden diese Betrachtungen auf die schärfer zugespitzten, schwerer zu verstehenden Zustände bei Säugetieren und holometabolen Insekten ausgedehnt. Den Schluss bilden einige Bemerkungen über anzustrebende experimentelle Lösungen der Frage.

1. Wenn man die Vererbung von Reizwirkungen von vorneherein

ausschliesst, und alle die Veränderungen der Organismen, welche schliesslich zur Bildung neuer Arten führen, nur auf das Auftreten von an sich richtungslosen erblichen Variationen im Verein mit der Macht der Auslese, der Selektion, zurückführt, so erscheint diese Lösung auf jeden Fall ungemein elegant. Trotzdem geben sich speziell die Palaeontologen in der Regel damit nicht zufrieden. Es will ihnen nicht einleuchten, dass die ganzen Erscheinungen, welche, durch lange geologische Zeiträume hindurch verfolgbar, die Bedeutung der Aussenwelt, des Milieus, für den Organismus immer und immer wieder in so überaus scharfer Weise erkennen lassen, namentlich in den Konvergenzerscheinungen, in so einseitiger Weise enstanden sein sollen. Um nun zu zeigen, dass es nicht Bequemlichkeit und Beharren auf den liebgewordenen Arbeitshypothesen sind, welche die meisten Palaeontologen veranlassen, der Annahme einer Vererbung von Reizwirkungen den Vorzug zu geben, sei einmal der gegenteilige Standpunkt angenommen und dann an Beispielen verfolgt, zu welchen Schwierigkeiten dies führt.

Wir finden in der ganzen Wirbeltierreihe, dass Tiere, die ihre Nahrung unzerkleinert verschlingen, und deren Nahrung dabei im Verhältnis zum Verzehren so klein ist, dass die Zähne auch als Festhalter der Nahrung nicht mehr von Bedeutung sind, oder bei denen durch Ausbildung anderer Einrichtungen Zähne zum Festhalten der Nahrung nicht mehr erforderlich sein mögen[1], ein auffallendes Rudimentärwerden der Zähne erkennen lassen oder völlig zahnlos werden. Besonders zahlreiche Beispiele hierfür finden sich in derjenigen Gruppe von Säugetieren, die früher gerade deswegen als ein engerer Verwandtschaftskreis aufgefasst wurden, den Edentaten (*Pholidota*, *Tubulidentata*, *Xenarthra*) ein rudimentärer Zustand der Zähne z. B. bei *Orycteropus* und *Dasypus*, völliger Schwund der Bezahnung bei *Manis* und *Myrmecophaga*. Aber auch aus der übrigen Reihe der Wirbeltiere lassen sich zahlreiche Beispiele anführen, die alle unter diesen Gesichtspunkt fallen. Ich nehme nur für Reduktion des Gebisses den Marsupialier *Tarsipes*, für völlige Zahnlosigkeit *Echidna*, die Bartenwale, manche Fische. Soll man sich nun vorstellen, durch eine sprungweise Mutation

[1] Man braucht zum Beispiel bei den Vorfahren der Raubvögel, oder bei den bezahnten Vorfahren der heutigen Schildkröten das Zahnloswerden nicht unbedingt mit einer relativ geringen Grösse der Nahrung in Zusammenhang zu bringen.

sei die Bezahnung der Vorfahren der Schuppentiere und Ameisenbären, der *Echidna*, der Bartenwale zunächst funktionsunfähig gemacht, dann ganz zum Verschwinden gebracht worden, und die Tiere hätten sich nur, um nicht zu verhungern, wohl oder übel zu einer neuen Wahl der Nahrung bequemen müssen! Man denke sich den Bartenwalvorfahr, der, weil ihm die Zähne infolge von Sprungvariation auszufallen beginnen, rasch entschlossen und notgedrungen auch sprunghaft zur Planktonnahrung übergeht, wobei sich durch einen oder mehrere glückliche Zufälle gleichzeitig noch eine Anzahl anderer, davon unabhängiger sprungartiger Veränderungen dazu gesellen, wie die Bildung der Barten und die ganze Fülle der eigentümlichen Bauverhältnisse des Nasenrachenraumes, welche es erst ermöglichen, dass so gewaltige Tiere sich von so winziger Beute nähren und dabei noch fett werden. So ganz unbegründet dürfte denn die namentlich durch Semon vertretene Anschauung doch nicht sein, dass diese äusserst komplizierten Anpassungen sich nicht sprunghaft auf Grund von Sprungvariation, sondern ganz allmählig und in beständiger Beziehung (Correlation) zu einander auf der Grundlage kleiner, funktionell bedingter und durch unzählige Wiederholungen erblich werdende Veränderungen entwickelt haben.

Ein schönes Stück der Cetaceen-Stammesgeschichte ist durch reiche Funde gut urkundlich belegt. Wir können ziemlich schrittweise Umwandlungen verfolgen, welche wir unbedingt als Anpassungen an das Wasserleben auffassen müssen. Alle diese Organisationsänderungen sind ganz offenbar durch die veränderte Funktion bedingt; es sind funktionelle Anpassungen, wofern es überhaupt solche gibt. Auch das Zahnsystem ist stark verändert, ist für die veränderte Funktionsweise entsprechend umgemodelt worden. Hier aber wäre eine funktionelle Anpassung auszuschliessen, wenn dieser Begriff in der oben erwähnten engen Fassung verwendet wird. Die übrigen Organisationsänderungen sind nicht unabhängig von einander erfolgt, sondern sie bedingen einander gegenseitig. Auch die Zähne sind offenkundig in dieses System von Beziehungen eingeschlossen, wie ja dieses Abhängigkeitsverhältnis historisch gerade an den Zähnen zuerst erkannt worden ist. Bei den übrigen Organisationsverhältnissen eines Waltieres hindert uns nichts, sie als funktionelle Anpassungen ans Wasserleben aufzufassen, wohl aber bei der Aenderung der Zahnform bei zu

enger Fassung des Begriffes der funktionellen Anpassung; denn die Zahnform hätten wir uns dann entstanden zu denken durch Variation der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe, bei der funktionelle Einflüsse keine Rolle spielen (AICHEL, 1915). (Oder sollte hier und jedesmal, wenn ähnliche tiefgreifende Aenderungen des « Milieu » festzustellen sind, regelmässig als « am Beginn der phyletischen Entwicklung » eine Beeinflussung des Zahnkeimes — in diesem Falle handelt es sich nicht einmal um einen Kegelzahnkeim — von Seiten mechanischer Verhältnisse der Umgebung stattgefunden haben ? ?). Wir kämen so, wenn wir diese Auffassung auf das Beispiel der stammesgeschichtlichen Veränderungen des Cetaceen-Gebisses weiter anwenden, zu dem Schlusse, dass die Aenderung der Zahnform, welche ohne Einwirkung der Aussenwelt durch Variation der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe bewirkt sein soll, die primäre Aenderung sein müsste, welche alle übrigen Organisationsänderungen nach sich zieht, soweit sie hierzu in Correlation stehen; dass sie mithin nicht nur die Wahl der Nahrung bedingen, sondern auch das Tier veranlassen, auf Grund des Besitzes der durch Mutation entstandenen neuen Zahnform die entsprechenden Lebensbedingungen aufzusuchen. Diese Ueberlegung wäre noch weiter auszuspinnen (z. B. Uebergang der Säugetiervorfahren zum Landleben, Zahnloswerden der Vögel, u.s.w.); doch bleiben wir bei dem gewählten Beispiel. Für jeden weiteren Schritt, der vom Urwalgebiss etwa zu dem eines heutigen Zahnwales oder zum zahnlosen Zustande bei Bartenwalen führt, müssten wir aufs neue die genannten Variationen (Mutationen) allein verantwortlich machen, wobei die äussern Einflüsse lediglich hinsichtlich der veränderten Selektionsverhältnisse eine Rolle spielten.

2. Die eben geschilderten Schwierigkeiten rechtfertigen es, nach andern Lösungen zu suchen. Ich will dabei von den eingangs beschriebenen Fällen von *Dracaena guianensis* und *Varanus niloticus* ausgehen. Hier bildet sich im Verlauf der postembryonalen Entwicklung aus einem homodonten, spitzzahnigen Reptilgebiss ein Schalenknackgebiss aus in der Weise, dass von der langen Reihe der Ersatzzähne einer immer stumpfer angelegt wird, als der vorhergehende, wobei das Tier nachweislich zur Ernährung hauptsächlich durch hartschalige Mollusken übergegangen ist. In diesen Fällen fällt es wirklich schwer, eine ohne Einfluss der Aussenwelt

entstandene Mutation anzunehmen. Hier liegt es in der Tat nahe, einmal versuchsweise anders vorzugehen.

Dass bei dem Uebergang zum Schalenknacken die Funktion der Zähne verändert wird, ist Tatsache; ebenso dürfte es tatsächlich zu begründen sein, dass mit der veränderten Funktion der Zähne dem lebenden Organismus durch den toten Panzer des Schmelzes, welcher den einzelnen Zahn bedeckt, hindurch auch veränderte Reize übermittelt werden. Dagegen betreten wir den Boden der Hypothese, sobald wir annehmen, es sei möglich, dass diese veränderten Reize es seien, welche bewirkten, dass die Ersatzzähne immer stumpfer und stumpfer angelegt wurden. Man könnte sich auch denken, dass dieselben mechanischen Einwirkungen, welche den funktionierenden Zahn treffen, in der Tiefe auf die noch plastische Zahnanlage übertragen werden und sie gleichsam platt drückten. Ein solcher Fall ist bei *Varanus* und *Dracaena* schon infolge der geschützten Lage des Ersatzzahnes auszuschliessen; bei manchen andern Formen muss der Ersatzzahn, bevor er in Funktion tritt, erst eine Drehung durchmachen, z. B. bei vielen Selachiern, wahrscheinlich auch bei dem ausgestorbenen Ganoidfisch *Lepidotus maximus.* Wenn wir also bei *Varanus niloticus* und *Dracaena* die direkte mechanische Beeinflussung des Zahnkeimes durch die auf den funktionierenden Zahn wirkenden Kräfte ausschliessen und ihr überhaupt für die Differenzierung der Zahnformen im Lauf der Phylogenese höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung zugestehen können, so bleibt nur die Annahme, der Organismus habe die infolge der veränderten Gebissfunktion dauernd abgeänderten mechanischen Reizungen, welche ihm von den Zähnen her übermittelt werden, schliesslich durch eine veränderte Anlage der Ersatzzähne beantwortet. Dass es nicht allzu kühn ist, einmal versuchsweise eine solche Annahme zu machen, mag ein Hinweis auf andere komplizierte Reaktionsleistungen des Organismus zeigen.

Wir sehen also in den beiden oben geschilderten Fällen, von Gebisspezialisation, dass sehr wahrscheinlich äussere Einwirkungen (veränderte Nahrung und damit veränderte Gebissfunktion) einen direkten Einfluss auf die Gestaltung der Gebissform gewannen. So plausibel diese Einwirkung auch ist, so kompliziert der Weg derselben. Er führt vom funktionierenden Zahn in unendlich oft wiederholten Reizübermittlungen zum Centralnervensystem, wel-

ches dann seinerseits auf Grund von mnemischen Prozessen die Anlage des Ersatzzahnes beeinflusst, und dieser Vorgang kann sich, da es sich um ein polyphyodontes Gebiss handelt, im Leben des Individuums sehr oft wiederholen [1]. Würde sich nun nachweisen lassen, dass sich die Sache wirklich so verhält, so wäre damit eine Brücke geschlagen zum Verständnis von noch schwierigeren Fällen, nämlich der Differenzierungen des diphyodonten Säugetiergebisses.

Wenn wir die mnemische Betrachtungsweise Richard SEMONS auf dieses Problem anwenden, so werden wir in seiner Sprache sagen: Damit normalerweise das permanente Gebiss irgend einer Säugetierart, welches ja meist erst verhältnismässig spät im Lauf der Ontogenese auftritt, genau so gebildet wird, wie es der betreffenden Species zukommt, werden ererbte Engramme zur gegebenen Zeit wirksam: sie werden « phasogen ekphoriert ». Haben nun in den vorhergehenden Generationen infolge von geänderter Funktion des Gebisses veränderte Reize auf den Organismus eingewirkt, so ist es denkbar, dass es zu einer Vererbung dieser Reizwirkungen kam, sofern nur die betreffenden Reize lang und intensiv genug gewirkt hatten. Es liegt auf der Hand, dass wir uns solche Aenderungen ausserordentlich intensiv und langandauernd vorstellen müssen, bis sie im Kampf mit dem ererbten Engrammschatz den Sieg davontragen können.

3. Die im Vorhergehenden entwickelten Vorstellungen sind nun durchaus hypothetischer Natur, noch durchaus unbewiesen. Dass sie dabei ausserdem ziemlich kompliziert sein müssen, ergibt sich von selber, wenn man sich ein Bild zu machen versucht von der langen Kette von Vorgängen, welche ablaufen müssen, damit nur in irgendeinem Säugetiergebiss ein permanenter Zahn zur rechten Zeit und in der der Art zukommenden Form gebildet wird. Wenn es sich nun gar darum handelt, Abänderungen zu analysieren, so müssen die Vorstellungen notwendigerweise noch viel verwickelter werden.

Nun wäre es ein verdriessliches Unterfangen, nur Hypothesen zu machen ohne Aussicht, sie je an Tatsachen prüfen zu können. Wir haben aber hier die Möglichkeit der experimentellen Nach-

[1] Dass eine solche Reaktion ohne Einmischung des Centralnervensystems lediglich vom lebenden Gewebe in der Umgebung des Zahnes aus erfolgt, ist schon wegen der bestehenden Correlation zwischen einer Veränderung des Gebisses und andern Organisationsänderungen nicht wahrscheinlich.

prüfung. Dabei versteht sich allerdings von selber, dass nur von Experimenten, deren Bedingungen auf die Fragestellung hin eingerichtet werden, an einem günstigen Objekt und bei Versuchen, die sich über eine ganze Anzahl von Generationen erstrecken, überhaupt erst Ergebnisse zu erwarten sind. Selbst wenn es nicht gelingen sollte, eine Aenderung der Zahnform durch Aenderung der Funktion experimentell zu erzwingen, so dürfte ein Einfluss der Funktion auf die Formgestaltung daraufhin noch nicht ausgeschlossen werden, denn es ist klar, dass ein eventuelles negatives Ergebnis auch in der Unzulänglichkeit der Versuchsbedingungen namentlich hinsichtlich der zu Gebote stehenden Zeit, begründet sein kann. Würden sich aber positive Ergebnisse, womöglich solche am Säugetiergebiss, erzielen lassen, so wären solche deswegen von der grössten theoretischen Bedeutung, weil dann eine sogenannte Parallel-Induktion im Sinne von Detto sicher ausgeschaltet werden könnte, weil es sich dann zweifellos um eine somatische Induktion im Sinne desselben Autors handeln müsste.

Vergleichsweise sei hier kurz auf einen Fall hingewiesen, der bei der Frage nach der « Vererbung erworbener Eigenschaften » überhaupt in der Literatur eingehend erörtert worden ist (vgl. z. B. Semon, 1912, S. 113; Lang, 1914, S. 195 ff.; O. Hertwig, 1916), nämlich auf die Frage, wie Formänderungen im Exoskelett der Arthropoden, insbesondere im Chitinskelett bei Imagines holometaboler Insekten, welche Aenderungen hier vielfach zu ganz ausgesprochenen Anpassungsformen geführt haben, sich vollziehen. Zwar liegen die Verhältnisse hier wesentlich anders; an der Bildung des Schmelz besitzenden Zahnes sind zwei Gewebsarten beteiligt, von denen die eine, das Epithel, nach aussen vom späteren Zahne liegt und mit dessen In-Funktion-treten, abgesehen von Sonderfällen, verschwunden ist, während die mesodermale Bildungskomponente nach innen vom künftigen Zahne liegt und mehr oder weniger erhalten bleibt. Das Chitin dagegen wird von einem einheitlichen, nach innen vom künftigen Skeletteil gelegenen Bildungsgewebe erzeugt (welches in manchen Fällen durch Eintrocknen zu Grunde gehen kann). Verschieden sind auch die topographischen Beziehungen zwischen dem funktionierenden Chitinskeletteil beziehungsweise Zahn einerseits und dem Ersatzskeletteil beziehungsweise Ersatzzahn und deren Bildungsgewebe andererseits. Trotz dieser Verschiedenheiten lassen sich die Formveränderungen des

Arthropodenskelettes von Häutung zu Häutung einigermassen in Parallele setzen zu denjenigen von Zahngeneration zu Zahngeneration eines und desselben Individuums (etwa von *Dracaena* oder *Varanus*), Veränderungen in der Form des Chitinskelettes von Imago zu Imago lassen sich einigermassen vergleichen mit Formveränderungen, welche an einander entsprechenden Dentitionen bei von einander abstammenden Individuen auftreten, z. B. beim permanenten Gebiss der Säugetiere.

Der Vergleich scheint auf den ersten Blick sehr fern zu liegen; bei näherem Zusehen erweist sich seine Berechtigung. Bei den aufeinander folgenden Häutungen eines hemimetabolen Insektes sind die jeweils gebildeten Chitinpanzer nicht nur in der Grösse verschieden, sondern sie zeigen auch Formunterschiede; die Gestalt der adulten Form wird etappenweise erreicht. Man kann sich gut vorstellen, dass Einwirkungen während der Funktionsperiode eines Chitinpanzers das Individuum veranlassen konnten, die folgende Panzerhaut etwas anders anzulegen, als die vorangehende. *Mutatis mutandis* erinnert dies an die während vieler aufeinander folgender Zahngenerationen bei einem und demselben Individuum erfolgende Veränderung der Zahnform bei *Varanus niloticus*. Formveränderungen im Chitinskelett von holometabolen Insekten dagegen erinnern an Veränderungen der Zahnform im permanenten Gebiss der Säugetiere; denn wie bei diesem eine Ænderung der Zahnform im Sinne einer günstigeren Funktionsweise erst beim Nachkommen auftreten kann, so ist beim holometabolen Insekt nach der erfolgten Anlage des Chitinskelettes beim selben Individuum keine Anderung mehr möglich. Eine solche kann erst in der folgenden Generation nach Durchlaufung eines ganz andersartigen Larvenlebens am Ende des Puppenstadiums bei der Ausbildung des Imago-Skelettes erfolgen. In beiden Fällen liegt es nahe, zum Verständnis der Verhältnisse beim permanenten Gebiss der Säugetiere, wie beim Chitinskelett holometaboler Insekten die sicher stammesgeschichtlich älteren und dem Verständnis zugänglicheren Zustände, die Ænderungen der Zahnform von Zahngeneration zu Zahngeneration bei polyphyodonten Wirbeltier-Individuen und die Ænderungen in der Form des Chitinskelettes von Häutung zu Häutung bei hemimetabolen Insekten-Individuen heranzuziehen. Wir finden, um einen Fall herauszugreifen, zum Beispiel bei Käfern eine sehr

verschiedene Ausbildung der Mundwerkzeuge, jenachdem es sich um friedliche Pflanzenfresser oder aber um räuberische Tierfresser handelt. (Vergleiche hierzu die instruktive Abbildung des Oberkiefers vom Maikäfer und vom Sandlaufkäfer bei HESSE-DOFLEIN (1910), Bd I, p. 288, Abb. 178). Es ist wohl für diesen, wie für viele andere Fälle anzunehmen, dass sich die spezielle Ausgestaltung dieser Anpassung an die Ernährungsweise stammesgeschichtlich nicht schon während eines hypothetischen hemimetabolen Urzustandes herausbildete, sondern erst, nachdem der Zustand der Holometabolie schon erreicht war. Wenn es überhaupt eine funktionelle Anpassung giebt, so führt bei derartig spezialisierten Verhältnissen der Weg zu ihrem Verständnis wohl nur über die Analyse der Formveränderungen von Häutung zu Häutung bei einem und demselben hemimetabolen Insekten-Individuum. Wer an der Länge dieses Weges Anstoss nimmt, möge sich daran erinnern, dass auch andere Erklärungsversuche unter Ausschluss der Möglichkeit einer Vererbung von Reizwirkungen und unter Ablehnung der mnemischen Ueberlegungen von R. SEMON mit der Komplikation der Verhältnisse durch die scharf ausgeprägte Metamorphose zu rechnen haben werden. Selbst wenn man von Formänderungen im Laufe der Stammesgeschichte absicht und sich nur überlegt, auf welche Weise es erreicht werden mag, dass z. B. ein Käfer während jedes einselnen Altersstadiums die seiner Art zukommende Form des Skelettes, wie eines jeden andern Teiles erhält und darüber hinaus auch die für die betreffende Art charakteristischen Lebensgewohnlisten entwickelt, so scheint es recht wenig wahrscheinlich, dass hiefür grobe entwicklungsmechanistische Erklärungsversuche ausreichen.

Falls es gelingen würde, in langandauernden Experimenten durch bestimmte aeussere Einwirkungen bestimmte Aenderungen im Chitinskelett holometaboler Insektenimagines hervorzurufen, so wären solche Ergebnisse von ähnlicher theoretischer Tragweite, wie solche am Säugetiergebiss. Ueber die Schwierigkeit und die notwendige Zeitdauer solcher Experimente darf man sich jedoch auch hier keinen Illusionen hingeben.

Experimente am Säugetiergebiss im oben erwähnten Sinn und Umfang sind meines Wissens bisher noch nicht angestellt worden. Die Verhältnisse scheinen so ungünstig zu liegen, dass nur dem geschicktesten und ausdauerndsten Experimentator überhaupt

Aussicht auf Erfolg winkt. Trotzdem sei hier nachdrücklich auf die Notwendigkeit derartiger Experimente hingewiesen, deswegen, weil diese bei einem eventuellen positiven Ergebnis gerade infolge der scharfen Zuspitzung der Verhältnisse in der allgemeineren Frage nach der Vererbung von Reizwirkungen überhaupt eine ungemein präzise Antwort zu liefern vermöchten.

LITERATUR.

1912. Abel, O. *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere.* Stuttgart.

1833-43. Agassiz, L. *Recherches sur les Poissons fossiles.* Neuchâtel.

1915. Aichel, O.[1]. *Das Problem der Entstehung der Zahnform.* Archiv f. Anat. u. Phys., Anat Abt. Supplement, 1915.

1901. Bluntschli, H. *Zur Phylogenie des Gebisses der Primaten mit Ausblicken auf jenes der Säugetiere überhaupt.* Viertelj. Schr. Nat. Ges. Zürich, Jahrg. 56. Zürich.

1885. Boulenger, G. A. *Catalogue of the Lizards of the British Museum,* II. Aufl., Vol. II. London.

1923. Broili, F. Siehe unter Zittel.

1921. Doederlein. L. *Betrachtungen ueber die Entwicklung der Nahrungsaufnahme bei Wirbeltieren.* Zoologica, Bd. 27. L. 4. Heft. 71. Stuttgart.

1897. Goeldi, E. A. *Die Eier von 13 brasilianischen Reptilien etc.* Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. Bd. X. Jena 1897.

1880. Guenther, A. *An introduction to the study of fishes.* Handbuch der Ichthyologie, Edinburgh. (Deutsche Uebersetzung, Wien 1886.)

1910. Hagmann, G. *Die Reptilien der Insel Mexiana.* Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 28. Jena.

1874. Hertwig, O. *Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.* Jenaische Zeitschr., Bd. 8.

1916. Hertwig, O. *Das Werden der Organismen.* Jena.

1910. Hesse-Doflein, *Tierbau und Tierleben,* Vol. I. Berlin.

1914. Lang, Arnold. *Experimentelle Vererbungslehre.* Jena.

1903-04. Lönnberg. E. *On the adaptation to a molluscivorous diet in Varanus niloticus.* Arkiv for Zoologi, Vol. 1. Stockholm.

1922. Peyer, B. *Ueber die Flossenstacheln der Welse und Panzerwelse, sowie des Karpfens.* Morphol. Jahrb., Bd. 27.

[1] Aufsätze zur selben Arbeit siehe auch: Aichel, O.; Zahnärztl. Rundschau XXV, Jahrg. Nr. 34 u. 42, Berlin 1916; Adloff: ibid. Nr. 31 u. 36; Greve, H. Christian: Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilkunde 1917, Heft 3, Berlin 1917.

1840-45. Owen, R. *Odontography.* London.

1894. Röse, C. *Ueber die Zahnentwicklung der Fische.* Anat. Anz.

1895. Röse, C. *Das Zahnsystem der Wirbeltiere.* Anat. Hefte, IV. Bd., 1894. Wiesbaden.

1911. Semon, R. *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens.* III. Aufl. Leipzig.

1912. Semon, R. *Das Problem der Vererbung « erworbener Eigenschaften ».* Leipzig.

1912. Stromer v. Reichenbach, E. *Lehrbuch der Palaeozoologie*, II. Teil. Leipzig-Berlin.

1904. Weber, M. *Die Säugetiere.* Jena.

1892. Woodward, A. S. *The evolution of sharks teeth.* Natural Science, Vol. I, No. 9. London.

1923. Zittel, Karl A. v. *Grundzüge der Palaeontologie*, IV. Aufl., II. Abteilung. München-Berlin.

Tome 36, n° 4. — Mars 1929.

Araignées du Congo

recueillies au cours de l'expédition organisée par l'American Museum (1909-1915).

TROISIÈME PARTIE [1]

par

R. de LESSERT

Avec 29 figures dans le texte.

Famille **Gnaphosidae.**

Genre POECILOCHROA Westring 1874.

1. *Poecilochroa faradjensis* n. sp.

(Fig. 1.)

♀: Céphalothorax brun-noirâtre, couvert de poils plumeux blancs. Chélicères, pièces buccales, sternum brun-noirâtre. Pattes brun-noirâtre, avec les hanches jaunes, les patellas presque entièrement jaunes, les tibias, protarses et tarses antérieurs éclaircis en dessus. Abdomen brun-noirâtre, coupé, dans la moitié postérieure, d'une bande transversale blanche. Région ventrale noirâtre, concolore. Filières brun-noir.

Céphalothorax ovale allongé, d'un tiers environ plus long (2^{mm},4) que large (1^{mm},5), peu élevé et plan en dessus; strie thoracique très réduite.

Yeux antérieurs subégaux, en ligne faiblement procurvée, subconnivents, les médians, arrondis, noirs, un peu plus écartés l'un de l'autre que des latéraux qui sont ovales et blancs. Yeux

[1] Cf. *Rev. suisse Zool.*, Vol. 34, pp. 405-475, 1927; Vol. 35, pp. 303-352, 1928.

postérieurs subégaux, en ligne faiblement recurvée (une ligne tangente au bord antérieur des latéraux passerait vers le centre des médians), les médians un peu plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal environ à leur diamètre.



FIG. 1. *Poecilochroa faradjensis* n. sp. ♀. Epigyne (sous liquide).

Yeux médians des deux lignes formant un groupe aussi long que large en arrière et plus étroit en avant qu'en arrière.

Bandeau vertical, un peu moins haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Marge inférieure des chélicères munie d'un denticule très éloigné de la base du crochet.

Tibias I munis de 3-3 épines en dessous; protarses I pourvus de 1-1 épines inférieures, subbasales.

Scopulas atteignant presque la base des protarses I.

Epigyne (fig. 1) en plaque brun-noirâtre mal définie, un peu plus longue que large, présentant au bord postérieur une fossette transversale, prolongée en avant en dépression longitudinale graduellement atténuée.

Longueur totale, $5^{mm},3$; longueur du céphalothorax, $2^{mm},4$.

Habitat: Faradje (2 ♀, dont le type, I).

P. faradjensis est peut-être la ♀ de *P. haplostylus* Simon 1907 de l'Ile Principe, dont le ♂ seul est décrit par SIMON (1907, p. 235).

Genre NOMISIA Dalmas 1920.

1. *Nomisia satulla* (Simon) 1909.

(Fig. 2 B et 3 B.)

Pterotricha satulla. SIMON 1909[a], p. 35; BERLAND 1922, p. 50, pl. A[1], fig. 3.
Nomisia satulla. DALMAS 1920, p. 290, fig. 73.

La ♀ correspond bien à la description de SIMON et son épigyne à la figure que donne le Comte de DALMAS (1920, fig. 73) dans son excellente monographie des Araignées de la section des *Pterotricha*.

Le bandeau est deux fois plus haut que le diamètre des yeux médians antérieurs et les filières inférieures portent cinq fusules.

La ♀ seule était connue.

♀: Longueur totale, $6^{mm},5$ à 8^{mm}; longueur du céphalothorax, $3^{mm},5$ à $3^{mm},7$.

♂: Céphalothorax fauve-brunâtre, avec la région céphalique éclaircie à la base, bordée de noirâtre de chaque côté, la région thoracique ornée de taches radiantes et d'une bordure marginale noires. Sternum fauve. Pattes fauves, teintées de noirâtre à l'extrémité des fémurs, les patellas, protarses et tarses brun-rouge, teintés de noirâtre. Abdomen noirâtre, marqué de deux lignes longitudinales de points enfoncés noirs, moucheté de blanc, avec une

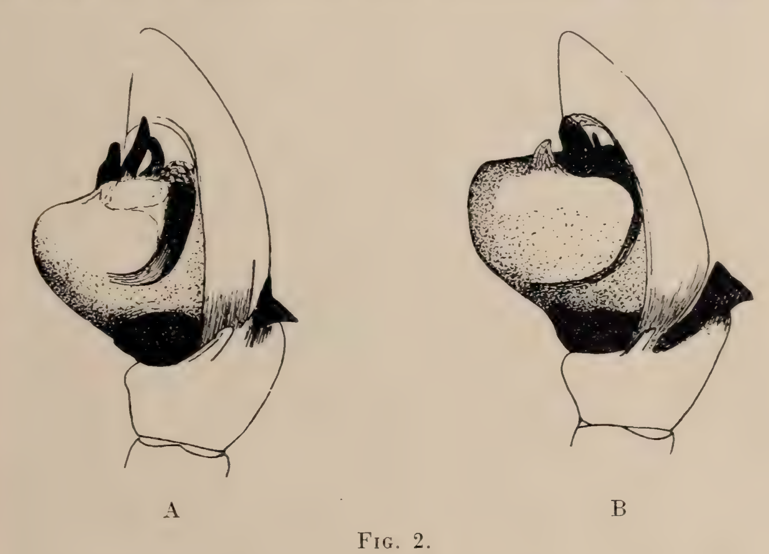


Fig. 2.
A. = *N. dalmasi* n. sp. ♂.
Patte-mâchoire gauche vue du côté externe et un peu par dessous.
B. = *N. satulla* (Simon). ♂.
Patte-mâchoire gauche vue du côté externe et un peu par dessous.

région blanche au-dessus des filières. Région ventrale testacée, ornée de deux lignes parallèles noires. Filières inférieures brun-noir, les autres testacées.

Ligne antérieure des yeux un plus étroite que la postérieure. Yeux antérieurs en ligne procurvée (une ligne tangente à la base des médians passerait vers le centre des latéraux), les médians à peine plus gros que les latéraux, beaucoup plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle plus petit que leur diamètre. Yeux postérieurs subégaux, en ligne droite, les médians un peu plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux.

Bandeau presque deux fois plus haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Pattes-mâchoires (fig. 2 B et 3 B) fauves, avec l'apophyse tibiale supérieure brun-rouge, le bulbe et le tarse rembrunis.

Tibia muni de deux apophyses externes, dont l'inférieure est testacée, petite, et, vue du côté externe (fig. 3 B), atténuée en avant, subaiguë. Apophyse tibiale supérieure brun-rouge, accolée à la base du tarse, dirigée obliquement en bas, obliquement tronquée à l'extrémité, avec l'angle postérieur redressé en pointe perpendiculaire triangulaire assez large, surtout visible par dessous (fig. 2 B). Tarse deux fois environ plus long que large, terminé en rostre triangulaire, quatre fois environ plus court que l'article. Bulbe saillant, tronqué droit à l'extrémité antérieure, où il présente trois

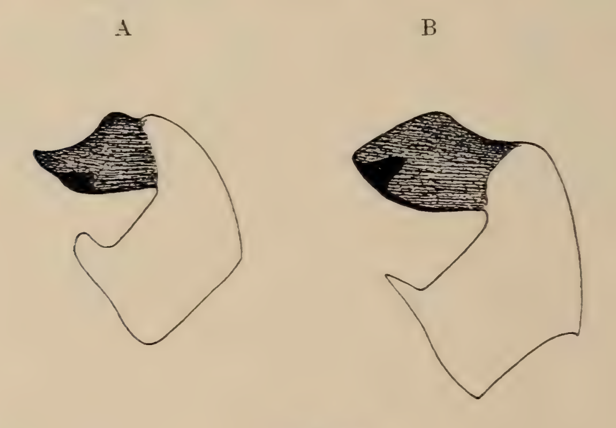


Fig. 3.
A. = *N. dalmasi* n. sp. ♂.
Tibia de la patte-mâchoire gauche vu du côté externe.
B. = *N. satulla* (Simon). ♂.
Tibia de la patte-mâchoire gauche vu du côté externe.

processus, dont l'interne est testacé, membraneux, arqué, le médian noir, subaigu, muni d'une dent inférieure; près de la base du processus médian, du côté externe, un processus arqué, très peu visible (fig. 2 B).

Tibias I pourvus de 3-2 épines inférieures. Protarses I munis de deux épines subbasales en dessous. Patellas mutiques.

Filières inférieures portant cinq fusules.

Longueur totale, $7^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $3^{mm},5$. Patella + tibia I = $4^{mm},6$.

H a b i t a t: Faradje (♂♀, I).

Nomisia satulla est décrit de l'Ethiopie méridionale.

2. *Nomisia dalmasi* n. sp.

(Fig. 2 A et 3 A.)

♂: Coloration et caractères comme chez *N. satulla*, mais l'apophyse tibiale inférieure des pattes-mâchoires est plus large, obtusément tronquée, et l'apophyse supérieure est plus atténuée en avant, redressée en pointe plus aiguë (fig. 2 A). Les processus antérieurs du bulbe diffèrent également de ceux de *N. satulla*; le médian est plus long, plus grêle, un peu sinueux, l'externe est situé plus en avant.

Bandeau deux fois plus haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Tibias I munis de 2-2 épines inférieures.

Filières inférieures portant quatre fusules.

Longueur totale, $7^{mm},5$; longueur du céphalothorax, 3^{mm}. Patella + tibia I = $4^{mm},2$.

H a b i t a t: Faradje (1 ♂, type, I).

Cette espèce présente la même particularité que *N. satulla* (Simon) et *scioana* (Pav.) d'avoir les yeux médians antérieurs un peu plus gros que les latéraux.

Dalmas (1920) cite 29 espèces de *Nomisia*, dont quatre habitent l'Afrique australe [1], trois les Iles Canaries, cinq l'Abyssinie, une l'Inde et les seize autres le bassin méditerranéen.

Genre Minosia Dalmas 1920.

1. *Minosia (Prominosia) berlandi* n. sp.

(Fig. 4.)

♀: Céphalothorax brun-noirâtre, avec la base de la région céphalique éclaircie et une ligne marginale noire. Chélicères brun-rouge foncé. Pièces buccales, pattes-mâchoires, pattes fauves, teintées de

[1] Tucker (1923) ne paraît pas avoir eu connaissance du mémoire de Dalmas (1920), et il est possible que certains *Calilepis* décrits par Tucker appartiennent au genre *Nomisia*, comme aussi *Calilepis frenata* Purcell 1908.

noirâtre. Abdomen noirâtre, orné, dans la moitié postérieure, de quelques chevrons indistincts. Au-dessus des filières, une région testacée marquée de quatre points noirs en demi-cercle et quelques chevrons noirâtres. Région ventrale testacée, ornée de deux lignes parallèles noirâtres. Filières inférieures brun-olivâtre, les autres un peu plus pâles. Pubescence (frottée) formée de poils plumeux jaune doré.

Ligne antérieure des yeux un peu plus étroite que la postérieure. Yeux antérieurs en ligne procurvée (une ligne tangente à la base des médians passerait vers le centre des latéraux), les médians à peine plus gros que les latéraux, plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal environ à leur rayon. Yeux postérieurs subégaux, en ligne faiblement recurvée, les médians un peu plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux.

Bandeau vertical, d'un quart environ plus haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Marge inférieure des chélicères pourvue d'une dent cariniforme à bord antérieur concave.

Sternum à peine plus long que large, tronqué en avant.

Patella + tibia I = IV > II > III. Patellas mutiques.

Tibias I pourvus de 2-2 épines inférieures faibles; protarses I munis de deux épines subbasales en dessous.

Epigyne (fig. 4 C), en plaque brun-rouge, tachée de brun-noir, subrectangulaire, à peine plus longue que large, creusée d'une fossette en forme d'urne, presque aussi large que la plaque en avant, rétrécie en arrière, divisée par un septum étroit et élevé, renflé en arrière. A sec, la fossette est un peu plus large en avant que longue.

Filières inférieures portant trois fusules.

Longueur totale, 6^{mm} à $7^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $2^{mm},5$ à $2^{mm},7$.

♂: Caractères comme chez la ♀, avec la coloration générale plus foncée [1].

Pattes-mâchoires (fig. 4 A, B) brun-rouge, avec les apophyses tibiales et le bulbe brun-noir. Tibia pourvu de deux apophyses externes inégales; l'inférieure plus courte que la supérieure, arquée, vue de profil, obliquement tronquée, vue par dessous, régulièrement

[1] Le seul ♂ est un peu détérioré.

atténuée vers l'extrémité et subaiguë. Apophyse supérieure atteignant les deux tiers environ de la longueur du tarse, arquée en bas, puis droite et coudée en avant, obliquement tronquée du côté interne et finement dentée à l'extrémité. Cette apophyse présente à sa base, du côté externe, une série de quatre denticules, et, vers le milieu, deux dents peu visibles. Tarse ovale, d'un tiers environ plus long que large, obliquement tronqué à l'extrémité,



Fig. 4.

Minosia berlandi n. sp.

A. = ♂. Tibia et tarse de la patte-mâchoire gauche vus par dessus.
B. = ♂. Tibia et tarse de la patte-mâchoire gauche vus du côté externe.
C. = ♀. Epigyne (sous liquide).

dépourvu d'épines. Bulbe présentant une lame longitudinale interne, recourbée en arrière et en bas à l'extrémité, ne remplissant pas toute l'alvéole.

Patella + tibia I > IV > II > III.

Tibias I pourvus de deux épines en dessous.

Abdomen pourvu en avant d'un petit scutum triangulaire tronqué.

Longueur totale, 5^{mm},6; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

Patella + tibia I = 3^{mm},3.

Habitat: Faradje (1 ♂, 3 ♀, dont les types, I).

M. berlandi est surtout voisin de *M. bicalcarata* (Simon) 1882 du Yemen (Dalmas 1920, p. 309, fig. 112), dont il diffère par la forme de l'apophyse tibiale supérieure. Le genre *Minosia* comprenait jusqu'ici huit espèces: quatre de l'Afrique occidentale, trois du bassin méditerranéen et une du Yemen (Dalmas 1920, p. 300).

Famille **Zodariidae.**

Genre Chariobas Simon 1893.

1. *Chariobas cylindraceus* Simon 1893.

(Fig. 5 et 6.)

C. cylindraceus (♀ pull.). Simon 1893, p. 315.

♀: Céphalothorax, chélicères, sternum brun-noir. Pièces buccales brun-noir, avec le bord antérieur testacé. Pattes-mâchoires brun-noir. Pattes jaunes et brun-noir: hanches brun-noir, éclaircies vers le milieu, avec les hanches IV presque entièrement jaunes; fémurs brun-noir, avec les fémurs I et II éclaircis à l'extrémité. Patellas, tibias, protarses et tarses I et II jaune orangé, avec l'extrémité des tarses rembrunie. Patellas, protarses et tarses III et IV brun-rouge; tibias III jaunes, teintés de brun; tibias IV entièrement jaunes. Abdomen (fig. 5) noir, orné de quatre taches blanches obliques convergeant en avant, mais ne se rencontrant pas, deux antérieures et deux médianes, les médianes se prolongeant sur la face ventrale qui est noire [1]. Filières testacées, teintées de noirâtre.

Céphalothorax (fig. 5 A) ovale très allongé, deux fois plus long

[1] Chez le ♂ subadulte et chez les jeunes, la tache antérieure de l'abdomen se prolonge également sur la face ventrale et, chez un exemplaire, l'abdomen présente en dessus, outre les quatre taches obliques mentionnées, quatre taches plus petites. Le céphalothorax est fauve, avec l'aire oculaire noire, une ligne marginale noire, les pattes fauve-testacé, avec les protarses et les tarses antérieurs rembrunis.

($3^{mm},5$) que large ($1^{mm},7$), à bords latéraux légèrement sinueux (surtout chez les jeunes), finement chagriné. Vu de profil (fig. 6 A), il est peu élevé et plan en dessus; strie thoracique courte et profonde.

Groupe oculaire très compact, occupant la moitié de la région frontale.

Yeux antérieurs, vus par devant, subégaux, en ligne fortement procurvée (une ligne tangente à la base des médians passerait par le sommet des latéraux), équidistants, séparés par un intervalle

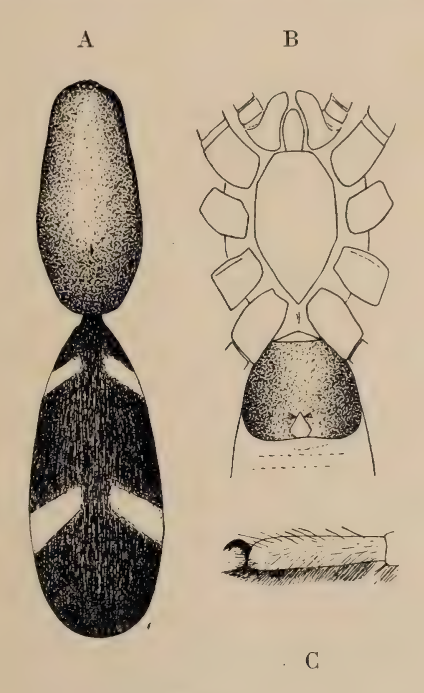


Fig. 5.

Chariobas cylindraceus Simon. ♀.

A. = Corps sans les pattes.
B. = Pièces buccales, sternum, région épigastrique vus par dessous.
C. = Extrémité d'une patte antérieure.

égal environ à leur rayon. Yeux postérieurs, vus par dessus, en ligne droite (à peine procurvée), les médians à peine plus gros que les latéraux, subéquidistants, séparés par un intervalle égal environ à leur rayon. Vue par devant, la ligne des yeux postérieurs est fortement procurvée, avec la base des médians au niveau du sommet

des latéraux. Groupe des yeux médians (vu par dessus) plus large en arrière que long, à peine plus étroit en avant qu'en arrière, les antérieurs un peu plus petits que les postérieurs [1].

Bandeau incliné en arrière, deux fois plus haut que le diamètre des yeux latéraux antérieurs.

Chélicères verticales. Lames-maxillaires (fig. 5 B) peu inclinées et obliquement tronquées à l'extrémité. Labium d'un tiers plus long que large, atteignant les deux tiers de la longueur des lames.

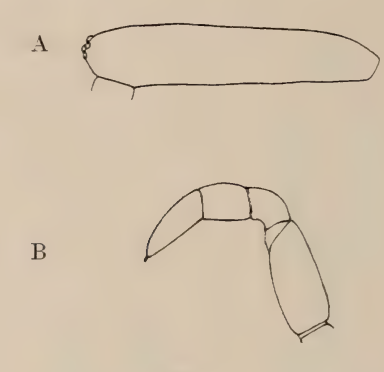


Fig. 6.
Chariobas cylindraceus Simon. ♀.
A. = Céphalothorax vu de profil.
B. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

Sternum d'un quart plus long que large, régulièrement atténué en arrière, dès les hanches II, en pointe triangulaire (fig. 5 B).

Pattes-mâchoires (fig. 6 B) robustes; tibia d'un tiers plus court que le tarse et armé à l'extrémité d'une forte griffe arquée, non dentée.

Patella I > II > IV > III.

Tibias > protarses > tarses.

Tarses et région apicale des protarses pourvus en dessous de scopulas denses (fig. 5 C). Protarses pourvus de deux épines inférieures apicales. Deux griffes paires munies d'une douzaine de dents insérées à leur bord interne et une griffe impaire rudimentaire non pectinée.

Abdomen cylindrique, à bords légèrement cintrés chez la ♀

[1] Vu par devant, le groupe des yeux médians est aussi long que large en arrière.

adulte, à bords parallèles chez les jeunes, plus de deux fois plus long que large (jusqu'à quatre fois chez les jeunes).

Région épigastrique indurée, présentant près du pli épigastrique, une petite dépression subtriangulaire blanc-testacé limitée en avant par deux dents transversales indistinctes (fig. 5 B).

Longueur totale, $8^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $3^{mm},5$. Patella + tibia I = $2^{mm},4$.

Habitat: Poko (1 ♀, plusieurs ♂ subad. et jeunes, VIII).

Le type a été décrit du Gabon. M. le Prof. SJÖSTEDT a recueilli un jeune au pied du Kilimandjaro.

Le genre *Chariobas* est représenté en outre en Afrique par les formes suivantes, dont quelques-unes peut-être synonymes: *C. lineatus* (? ♀) Pocock 1900 (Colonie du Cap), *C. mamillatus* et *navigator* (juv. et subad.) Strand 1909 (Colonie du Cap).

Genre CYDRELICHUS Pocock 1900

1. *Cydrelichus maculatus* (Marx) 1893 [?].

(?) *Cydrela maculata* (♀). MARX 1893, p. 588, pl. 70, fig. 3*a*, *b*; BERLAND 1920, p. 117.
Cydrela tripunctata (♂♀). TULLGREN 1910, p. 116, pl. 2, fig. 31*a-c*.
Cydrelichus tripunctatus (♂). STRAND 1913, p. 338.

Chez notre unique exemplaire ♂, la tache postérieure blanche de l'abdomen est formée de deux tachettes accolées, le céphalothorax est fortement chagriné.

Les yeux latéraux antérieurs sont séparés par un intervalle deux fois plus grand que leur diamètre (trois fois chez la ♀, d'après MARX) [1], les médians par un intervalle trois fois plus petit que leur diamètre (égal à leur diamètre chez la ♀, d'après MARX). Les yeux médians postérieurs sont séparés l'un de l'autre par un intervalle égal environ à leur diamètre et des latéraux par un intervalle presque trois fois plus grand (trois fois plus grand chez la ♀, d'après MARX, presque quatre fois, d'après TULLGREN). Les yeux médians des deux lignes, vus par dessus, forment un rectangle à peine plus large que long, avec les antérieurs un peu plus gros et plus resserrés que les postérieurs.

[1] Les différences signalées chez la ♀ sont probablement sexuelles, mais cela n'est pas certain et il paraît difficile d'affirmer que *C. tripunctatus* (Tullgren) est synonyme de *C. maculatus* (Marx), bien qu'habitant la même région.

Bandeau quatre fois plus long que le diamètre des yeux latéraux antérieurs.

Chez notre exemplaire, comme chez celui de STRAND, l'apophyse tibiale des pattes-mâchoires est moins aigu que dans la figure 31 *b* de TULLGREN.

Longueur totale, 7^{mm}; longueur du céphalothorax, 3^{mm},5.

Habitat: Yakuluku (1 ♂, VII).

C. maculatus est cité du Kilimandjaro et du Lac Albert.

2. *Cydrelichus giltayi* n. sp.

(Fig. 7 et 8.)

♂: Céphalothorax et chélicères brun-noir. Pièces buccales et sternum brun-rouge. Pattes brun-rouge, avec les fémurs obscurcis. Abdomen noir, orné de six taches blanc-testacé, dont l'antérieure en forme de fer à cheval; dans la moitié postérieure, quatre taches disposées en rectangle transversal et une tache au-dessus des filières. Région ventrale noire, tachetée de testacé, avec la région épigastrique indurée, brun-rouge.

Céphalothorax nettement chagriné et, vu de profil, légèrement convexe.

Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en trapèze [1] beaucoup plus large en avant qu'en arrière, à peine plus large en arrière que long, les médians, d'un quart plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle plus petit que leur rayon. Yeux latéraux antérieurs séparés par un intervalle deux fois et demi plus grand que leur diamètre. Yeux postérieurs subégaux, disposés en ligne recurvée (une ligne tangente au bord postérieur des médians passerait près du bord antérieur des latéraux, fig. 7 B), les médians deux fois plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux, séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur diamètre. Yeux médians des deux lignes, vus par dessus, formant un rectangle à bords parallèles, à peine plus large que long, avec les antérieurs un peu plus gros (d'un quart) et plus resserrés que les postérieurs. Vu un peu par devant, le rectangle formé par les yeux médians est un peu plus long que large.

[1] On pourrait aussi décrire la ligne antérieure comme procurvée (une ligne tangente au bord inférieur des médians n'atteindrait pas le bord supérieur des latéraux), avec les yeux subéquidistants.

Bandeau presque plan et vertical, dépourvu de soies spiniformes, cinq fois environ plus long que le diamètre des yeux latéraux antérieurs.

Pattes-mâchoires (fig. 8 A, B) brun-rouge. Fémur normal. Tibia plus court que la patella, prolongé en avant, du côté externe, en robuste apophyse accolée au tarse, divisée à l'extrémité en deux branches, dont l'externe, large et subarrondie, repose sur le bulbe et dont l'interne, spiniforme, est arquée et accolée au tarse. Tarse étroit, garni au bord interne d'épines inégales, irrégulièrement disposées, atteignant presque la base de l'article. Rostre triangu-

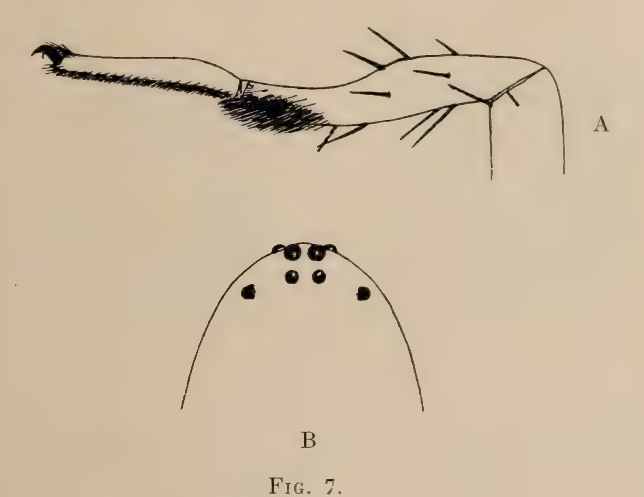


Fig. 7.
Cydrelichus giltayi n. sp. ♂.
A. = Face postérieure (externe) du protarse IV.
B. = Région antérieure du céphalothorax.

laire, portant deux fortes épines apicales divergentes et deux épines sur son bord externe. Bulbe volumineux débordant le tarse du côté externe, subarrondi, atténué en avant et terminé en processus bifide (? conducteur) recouvrant un stylus court et droit.

Patella + tibia des pattes I > IV > II > III.

Tibias I munis en dessous de quelques faibles épines, une basale, une médiane et deux apicales. Pattes postérieures plus fortement armées, avec les protarses et tarses IV arqués (comme chez certains *Ctenus*) (fig. 7 A). Protarses II à IV munis à l'extrémité en dessous

d'une brosse de crins serrés. Bord inférieur des tarses II à IV pourvu d'une scopula formée de crins et de spinules mêlés.

Longueur totale, 9^{mm},5; longueur du céphalothorax, 5^{mm},2; largeur du céphalothorax, 3^{mm},2.

Patella + tibia I = 4^{mm}.

Habitat: Garamba (1 ♂, type, V).

C. giltayi est une forme de transition entre le genre *Cydrela* auquel il se rapporte par ses yeux postérieurs en ligne peu recurvée (Cf.

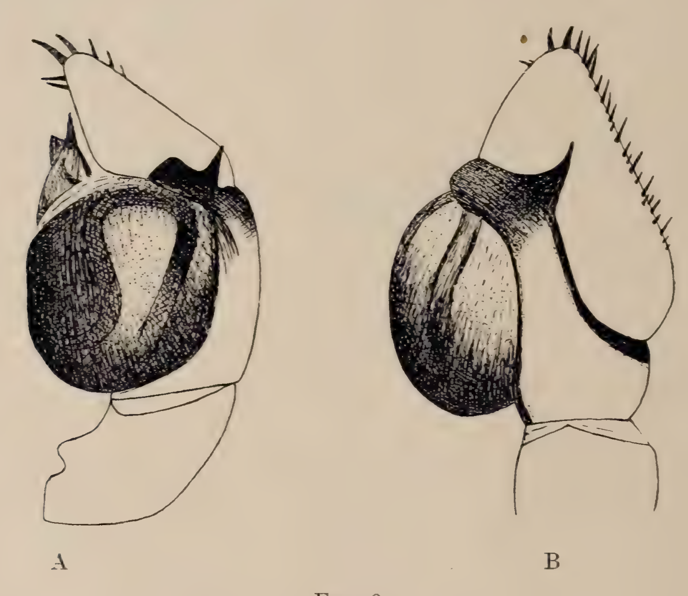


Fig. 8.

Cydrelichus giltayi n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
B. = Patte-mâchoire gauche vue par dessus.

Simon 1892-1903, Vol. 1, p. 417, fig. 381) et le genre *Caesetius*, auquel il s'apparente par la disposition des yeux antérieurs (Cf. Simon, *loc. cit.*, fig. 386).

Il correspond au genre *Cydrelichus* Pocock 1900 [1] qui se différencie du genre *Caesetius* par l'absence de crins sur le bandeau et de spinules au bord interne des chélicères.

Le genre africain *Cydrelichus* est représenté, outre les deux

[1] Cf. Pocock 1900, p. 325.

espèces citées, par *C. spenceri* Pocock 1900 de la Colonie du Cap. Il faut sans doute lui rattacher *Cydrela vandami* Hewitt 1916, du Transvaal [1].

Genre Diores Simon 1893.

1. *Diores triarmatus* n. sp.

(Fig. 9.)

♀: Céphalothorax fauve-rouge, avec la région céphalique plus foncée, brun-noirâtre. Chélicères brunes; pièces buccales, sternum fauve-testacé. Pattes-mâchoires fauve-rouge, avec les tibias et les tarses rembrunis. Hanches des pattes testacées, fémurs brun-noirâtre, patellas, tibias, protarses et tarses fauve-rouge. Abdomen brun-violacé, orné de cinq taches blanc-testacé disposées en ligne longitudinale médiane, dont l'antérieure est en forme de chevron et la postérieure, située au-dessus des filières, est plus longue que large. Région inférieure des flancs testacée, ornée d'une bande oblique brun-violacé rejoignant les filières en arrière. Région ventrale et filières testacées, ces dernières cerclées de brun-violacé.

Céphalothorax finement chagriné, régulièrement incliné en arrière, avec une petite saillie au niveau de la strie thoracique.

Yeux antérieurs, vus par devant, en ligne procurvée (une ligne tangente à la base des médians passerait vers le centre des latéraux), les médians d'un tiers environ plus gros que les latéraux, deux fois plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal environ à leur rayon. Yeux postérieurs en ligne procurvée (une ligne tangente au bord antérieur des médians passerait vers le bord postérieur des latéraux), subégaux, les médians à peine plus éloignés l'un de l'autre que des latéraux [2], séparés par un intervalle égal environ à leur diamètre. Yeux médians des deux lignes disposés en trapèze plus étroit en arrière qu'en avant, aussi long environ que large en arrière, les yeux antérieurs d'un tiers environ plus gros que les postérieurs. Yeux latéraux des deux lignes subconnivents.

[1] Cf. Hewitt 1916, p. 212, fig. 11, 1, 3.

[2] L'écartement relatif des yeux postérieurs est assez variable chez les *Diores* : les médians sont parfois deux fois plus écartés l'un de l'autre que des latéraux (*D. kibonotensis* Tullgren 1910, *D. kenyae* Berland 1919, *D. naivashae* Berland 1920).

Bandeau légèrement convexe et proclive, deux fois et demi plus long que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Tarse des pattes-mâchoires d'un tiers plus long que le tibia, pourvu d'une griffe non pectinée.

Patella + tibia IV > I > III > II.

Pattes munies de faibles épines, de poils en forme d'épi et de spinules dentiformes irrégulièrement disposées sur les patellas et

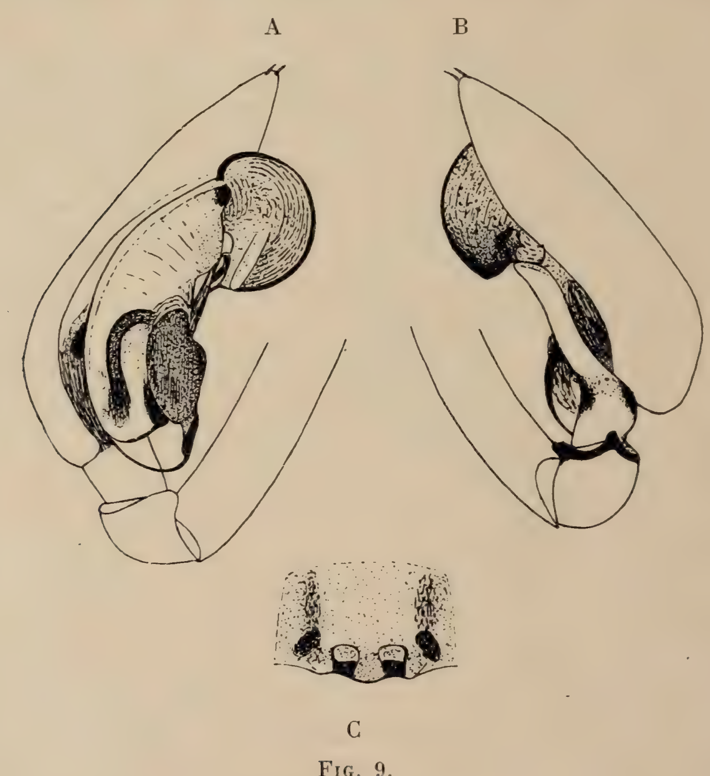


Fig. 9.

Diores triarmatus n. sp.

A. = ♂. Patte mâchoire gauche vue du côté interne.
B. = ♂. Patte mâchoire gauche vue du côté externe.
C. = ♀. Epigyne (sous liquide).

tibias II, III, IV (surtout nombreuses sur les patellas et tibias III et IV.)

Epigyne (fig. 9 C) en plaque fauve d'un tiers environ plus large que longue, présentant en arrière une fossette deux fois

plus large que longue, divisée longitudinalement par un septum assez large, légèrement dilaté en arrière et, transversalement, en deux parties dont l'antérieure est plus claire que la postérieure. De chaque côté de la fossette, un réceptacle séminal noirâtre, oblique, indistinctement prolongé en avant.

Longueur totale, 5^{mm}, 5; longueur du céphalothorax, 2^{mm},5.

♂: Coloration comme chez la ♀, avec la région céphalique moins rembrunie. Abdomen cuirassé d'un scutum brun-noir, brillant, occupant les quatre cinquièmes de la longueur de l'abdomen, les taches claires signalées chez la ♀ réduites aux quatre postérieures.

Yeux et bandeau comme chez la ♀. Pattes mutilées.

Pattes-mâchoires (fig. 9 A et B) fauve-olivâtre. Patella nodiforme, pourvue, sur le bord antérieur externe, de deux processus subtriangulaires, brun-noir, l'un submédian, l'autre inférieur. Tibia plus court que la patella, prolongé en avant en longue apophyse comprimée, trois fois plus longue que l'article, à bords presque parallèles et un peu sinueux, obliquement et obtusément tronquée à l'extrémité [1]. Tarse étroit, presque trois fois plus long que large, terminé en rostre court, pourvu d'une série d'épines sur son bord interne et de deux griffes mutiques à l'extrémité. Bulbe assez compliqué, donnant naissance à un long stylus sétiforme, naissant à la base du côté externe, recourbé en avant le long du bord interne, atteignant un processus en forme de disque prolongé en dehors en processus spiniforme noir, arqué.

Longueur totale, 4^{mm}; longueur du céphalothorax, 2^{mm},2.

Habitat: Faradje (3 ♂, 3 ♀, dont les types, I).

Diores triarmatus s'apparente à *D. jonesi* Tucker 1920 [2], du Zululand, par la forme de l'épigyne chez la ♀, et par la patella des pattes-mâchoires du ♂ armée de deux processus. Il s'en distingue par sa livrée, par le bandeau plus court, le tibia des pattes-mâchoires du ♂ muni de deux apophyses.

La liste des *Diores* africains est donnée par Berland (1920, p. 122); il faut y ajouter huit espèces décrites par Tucker 1920, de l'Afrique australe, ainsi que *Diores godfreyi* Hewitt 1919 de Somerville.

[1] L'apophyse tibiale est généralement bifide chez les *Diores*.

[2] Cf. Tucker 1920, p. 464, pl. 28, fig. 6 A, B.

Famille **Theridiidae,**

Genre Episinopsis Simon 1894.

1. *Episinopsis bishopi* n. sp.

(Fig. 10 et 11.)

♂: Céphalothorax jaune, varié de noirâtre, orné de chaque côté de trois taches submarginales effacées. Yeux situés sur des tachettes noires. Chélicères et pièces buccales fauves, teintées de noirâtre. Sternum noirâtre, concolore. Pattes jaune pâle. Fémurs I et II ornés d'un anneau médian et apical brun-rougeâtre, bordé de noir, et d'une tache basale noirâtre. Fémurs III et IV ne présentant qu'un anneau apical (très réduit sur les fémurs III). Patellas brunâtres. Tibias ornés d'une tache basale et d'un large anneau apical comprenant les deux tiers de l'article. Protarses brunâtres, présentant un anneau subbasal jaune et un anneau basal noir. Tarse brunâtre, éclairci à la base. Abdomen gris-testacé, varié de noir et de blanc, avec les tubercules noirs et la région postérieure ornée de lignes transversales noires. Région ventrale gris-testacé, tachée de noirâtre et coupée d'une large bande médiane noirâtre, ornée elle-même d'une tache blanche. Filières testacées, tachetées de noir.

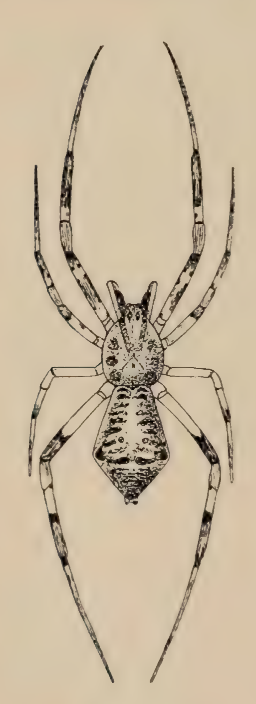


Fig. 10. *Episinopsis bishopi* n. sp. ♂.

Céphalothorax finement chagriné, un peu plus long que large, très atténué en avant; région céphalique limitée par deux stries profondes formant un V. Espace intéroculaire dépourvu de tubercules.

Yeux antérieurs en ligne à peine recurvée, subégaux, les médians deux fois plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle d'un tiers plus petit que leur diamètre. Yeux postérieurs subégaux, en ligne recurvée (une ligne tangente au bord postérieur des médians passerait vers le centre des latéraux), subéquidistants, séparés par un intervalle à

peine plus grand que leur diamètre. Yeux médians des deux lignes disposés en trapèze nettement plus étroit en arrière qu'en avant, environ aussi long que large en arrière, les antérieurs d'un tiers plus gros que les postérieurs [1].

Bandeau creusé sous les yeux antérieurs, deux fois environ plus long que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Pattes-mâchoires (fig. 11) fauves, avec les fémurs tachés de noirâtre, le tarse et le bulbe brun-noir. Patella nodiforme; tibia cupuliforme soudé à la base du tarse; ce dernier article est ovale, prolongé en avant en petit appendice obtus, portant à son bord supérieur un crin arqué. Bulbe [2] présentant à l'extrémité un processus brun-noir,

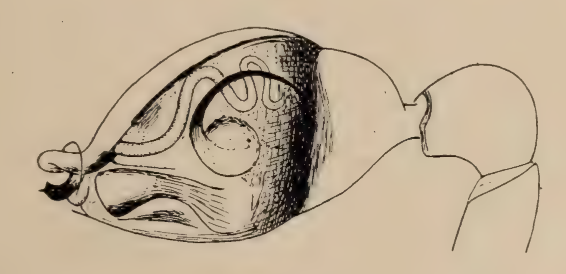


FIG. 11.
Episinopsis bishopi n. sp. ♂.
Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

presque parallèle à l'appendice tarsal. Ce processus, arqué, porte une petite branche subapicale lui donnant une apparence bifide. Stylus naissant vers le milieu du bulbe, enroulé en 6 à sa base.

Abdomen (fig. 10) d'un quart plus long que large, subpentagonal, dilaté en arrière jusqu'au tiers postérieur où il présente deux tubercules latéraux arrondis.

Longueur totale, 4^{mm},5; longueur du céphalothorax, 1^{mm},8.

H a b i t a t: Stanleyville (1 ♂, type, II).

Episinopsis bishopi est voisin de *E. macrops* Simon 1903 [3], de la

[1] Les yeux médians des deux lignes sont égaux chez les *Episinus angulatus* (Bl.) et *truncatus* Latr.

[2] Le bulbe est bien différent de celui des *Episinus angulatus* (Bl.), *algericus* Lucas, *maculipes* Cav., *truncatus* Latr., figurés dans la pl. 11 de KULCZYNSKI 1905.

[3] Cf. SIMON 1903, p. 73 et 1907, p. 254.

Guinée espagnole et du Congo français, mais en diffère par la disposition des yeux.

Genre Audifia Simon 1907.

1. *Audifia duodecimpunctata* Simon 1907.

A. duodecimpunctata. Simon 1907, p. 254.

Monsieur L. Berland a bien voulu comparer nos exemplaires au type de la collection Simon.

Habitat: Avakubi (♀, VIII), Faradje (♀, I).

Genre Theridion Walckenaer 1805.

1. *Theridion rufipes* Lucas 1846.

T. rufipes. Lucas 1846, p. 263, pl. 16, fig. 5; Kulczynski 1899, p. 374, pl. 6, fig. 33.
T. bajulans. L. Koch 1875, p. 21, pl. 2, fig. 4, 5.

Espèce répandue dans presque toutes les régions chaudes de l'ancien monde (Simon).

Habitat: Medje (♂ ♀, IX), Poko (♂ ♀, VIII), Stanleyville (♂, IV).

2. *Theridion cuneolatum* Tullgren 1910.

T. cuneolatum. Tullgren 1910, p. 132, pl. 2, fig. 48.

Décrit du Kilimandjaro et signalé par Berland (1920, p. 155) de l'Ethiopie, de l'Afrique occidentale, orientale et australe.

Habitat: Faradje (♀, I), Medje (♀, VIII).

Genre Theridula Emerton 1882.

1. *Theridula opulenta* (Walckenaer) 1837 [1].

Cette petite espèce est très répandue et disséminée dans presque toute la zone tropicale et subtropicale du monde, sauf dans la région australienne et austro-asiatique (Simon).

Habitat: Bolobo (1 ♀, VII).

[1] La synonymie de *T. opulenta* est donnée par Simon (1914, p. 299).

Genre LATRODECTUS Walckenaer 1805.

1. *Latrodectus geometricus* C.-L. Koch 1841.

Theridion zicksack. KARSCH 1878, p. 311, pl. 8, fig. 1.
L. geometricus. CAMBRIDGE, F. O. P. 1902, p. 252, pl. 27, fig. 7.

Espèce répandue dans toutes les régions tropicales du monde.

Habitat: Rivière Aka (♀, IX), Faradje (♀, I), Garamba (♀, VII), Medje (♀, IX), Niangara (♀, XI), Poko (♂ ♀, VIII).

Famille **Clubionidae.**

Genre SELENOPS Latreille 1819.

1. *Selenops radiatus* Latreille 1819.

S. aegyptiaca. AUDOUIN 1825, p. 162, pl. 6, fig. 6; 1827, p. 394; CAMBRIDGE 1876, p. 585, pl. 59, fig. 10.
S. radiatus. SIMON 1892-1903, Vol. 2, p. 25, fig. 19, 21.
S. diversus. CAMBRIDGE 1898, p. 390, pl. 31, fig. 1.

Habitat: Medje (♂ ♀, VI), Niangara (♀, XI).

2. *Selenops annulatus* Simon 1876.

(Fig 12.)

S. annulatus. SIMON 1876, p. 15; 1880, p. 231; 1909, p. 337 [1].
(?) *S. sector.* KARSCH 1879, p. 342.
(?) *S. brownii.* MARX 1893, p. 589, pl. 70, fig. 5.

♀: Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en ligne faiblement recurvée (une ligne tangente au sommet des médians passerait par le centre des latéraux), les médians d'un quart environ plus petits que les latéraux, deux fois plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal environ à leur diamètre [2].

Tibias I pourvus de 3-3 épines inférieures. Protarses I armés de 2-2 épines en dessous.

Pubescence formée de poils simples.

[1] D'après SIMON 1909, p. 337, *S. büchneri* Karsch 1881 est peut-être synonyme de *S. annulatus*.

[2] Les yeux antérieurs sont subégaux et disposés en ligne presque droite chez *S. radiatus*.

Epigyne (fig. 12 C) formant une plaque fauve, triangulaire, à peine plus longue que large en arrière, creusée, dans la moitié postérieure, d'une fossette arrondie, renfermant une plagule testacée rhomboïdale, prolongée et effilée en avant. Cette fossette est limitée de chaque côté par une tache noire arquée. Entre la plagule et le bord postérieur de l'épigyne, se trouve une fossette rectangulaire.

Longueur totale, 12^{mm} à $13^{mm},5$; longueur du céphalothorax, 5^{mm} à 6^{mm}.

♂: Pattes-mâchoires (fig. 12 A, B) voisines de celles de *S. vigilans*

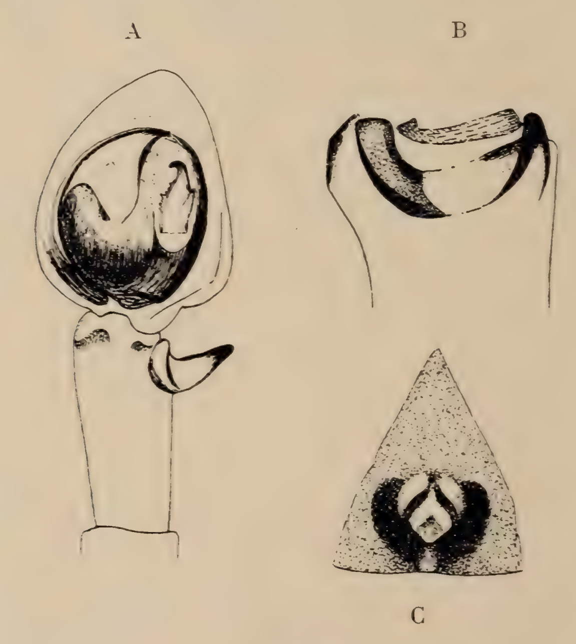


Fig. 12.

Seienops annulatus Simon.

A. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = ♂. Extrémité du tibia de la patte-mâchoire vue du côté externe.
C. = ♀. Epigyne (sous liquide).

Pocock, mais en différant par les caractères suivants: Tibia relativement plus long, un peu plus de deux fois plus long que large[1], pourvu à l'extrémité, du côté externe, de deux apophyses séparées par une large échancrure arrondie. Apophyse externe noire, plus

[1] Le tibia est à peine plus long que large chez *S. vigilans* Poc. et *radiatus* Latr.

courte, moins grêle, et dirigée plus en dehors que chez *vigilans*. Apophyse interne brune, tronquée, mais avec les angles arrondis. Le bulbe présente un conducteur moins long que chez *vigilans* et légèrement bifide à l'extrémité; le processus caractéristique externe est terminé en crochet tronqué, noir; le bord interne de ce processus est muni de dents irrégulières et le bord externe présente un appendice véliforme, membraneux qui donne au processus, vu du côté interne, une apparence bifide (chez *S. vigilans*, cet appendice est spiniforme).

Longueur totale, $9^{mm},5$ à 11^{mm}; longueur du céphalothorax, $4^{mm},5$ à 6^{mm}.

H a b i t a t: Avakubi (♂, IX), Faradje (♀, I), Malela (♀, VII), Niangara (♀, XI), Poko (nombreux ♂ et ♀, VIII).

3. *Selenops vigilans* Pocock 1898.

S. vigilans. Pocock 1898, p. 349, fig. 2; De Lessert 1915, p. 40, pl. 2, fig. 37, 38.
S. werneri. Simon 1906, p. 1167; Berland 1922, p. 62, pl. A^1, fig. 1 et 3 (texte).

Yeux et épines comme chez *S. annulatus*.

L'épigyne de *S. werneri* figuré par Berland (1922, fig. 3), d'après le type de Simon, paraît semblable à celui de *S. vigilans* Pocock.

S. radiatus, *annulatus* et *vigilans* rentrent dans le groupe A de Simon (1892-1903, Vol. 2, p. 27).

H a b i t a t: Faradje (♀, I), Garamba (♀, VII), Vankerckhovenville (♀, IV).

Le genre *Selenops* est représenté en Afrique par les espèces suivantes: *S. annulatus* Simon 1876 (Guinée esp., Congo, Ouganda), *S. atomarius* Simon 1887 (Colonie du Cap[1]), *S. basutus* Pocock 1901 (Basutoland), *S. broomi* Pocock 1900 (Petit Namaqualand), *S. intricatus* Simon 1909 (Guinée port.), *S. kraussi* Pocock 1898 (Colonie du Cap), *S. legrasi* Simon 1887 (Nossi-bé), *S. littoricola* Strand 1913 (Lac Kivou), *S. marshalli* Pocock 1902 (Natal), *S. mariensis* Strand 1908 (Madagascar), *S. modestellus* Strand 1907 (Madagascar), *S. modestus* Lenz 1886 (Madagascar), *S. nanus* Strand 1907 (Daressalam), *S. parvulus* Pocock 1900 (Colonie du

[1] D'après Pocock 1898, *S. fugitivus* Walckenaer 1837 pourrait être synonyme de *S. atomarius*, *kraussi* ou *spenceri*.

Cap), *S. peregrinator* Walckenaer 1837 (Sénégal), *S. pusillus* Simon 1887 (Nossi-bé), *S. radiatus* Latreille 1819 (Région méditerranéenne, Arabie, Asie tropicale et presque toute l'Afrique, des Iles du Cap Vert, le Sénégal, et l'Egypte au Zambèze, les Iles Seychelles, Madagascar et les Mascareignes), *S. schönlandi* Pocock 1902 (Colonie du Cap), *S. secreta* Hirst 1911 (Iles Seychelles), *S. silvicolella* Strand 1913 (Karissimbi), *S. spenceri* Pocock 1898 (Natal), *S. stauntoni* Pocock 1902 (Natal), *S. subradiatus* Strand 1906 (Ethiopie), *S. vigilans* Pocock 1898 (Afr. or., Congo), *S. whiteae* Pocock 1902 (Colonie du Cap) [1].

Genre Olios Walckenaer 1827.

1. *Olios freyi* n. sp.

(Fig. 13.)

♂: Céphalothorax fauve, tacheté de brun, les yeux situés sur des tachettes noires. Chélicères brun-rouge, obscurcies vers l'extrémité. Pièces buccales fauves, teintées de brun. Sternum jaune. Pattes jaunes, rembrunies vers l'extrémité, avec les protarses et les tarses brun-rouge. Abdomen brun-rouge violacé, criblé de points testacés, marqué en avant d'une tache longitudinale testacée et, dans la deuxième moitié postérieure, d'une série de chevrons testacés. Région ventrale brun-rouge violacé, coupée d'une large bande médiane un peu plus obscure, limitée par deux lignes testacées.

Céphalothorax à peine plus long que large, régulièrement convexe en dessus.

Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en ligne droite, subéquidistants, les médians un peu plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle d'un quart plus petit que leur diamètre. Yeux postérieurs en ligne presque droite, subégaux, subéquidistants, séparés par un intervalle deux fois environ plus grand que leur diamètre. Yeux médians des deux lignes disposés en trapèze un peu plus étroit en avant qu'en arrière et un peu plus large en arrière que long, les antérieurs un peu plus gros que les postérieurs.

Bandeau vertical, égal au rayon des yeux médians antérieurs.

[1] Par suite d'une erreur, la figure représentant le tibia de la patte-mâchoire de *S. whiteae* porte le N° 5 dans la planche 2 de Pocock (1902).

Marge postérieure des chélicères pourvue de crins incurvés à la base du crochet et de quatre dents.

Pattes-mâchoires (fig. 13 A et B) fauves, avec l'extrémité du tibia, l'apophyse tibiale et le bulbe brun-noir. Tibia d'un tiers plus long que large en avant, armé à l'extrémité, du côté externe, d'une apophyse en forme de corne, aussi longue que l'article, régulièrement atténuée vers l'extrémité, arquée en dehors, puis en avant. Cette apophyse est pourvue d'une saillie dentiforme à la base du côté externe. Tarse plus de deux fois plus long que le tibia, deux fois plus long que large, terminé en rostre obtus, trois fois plus court que

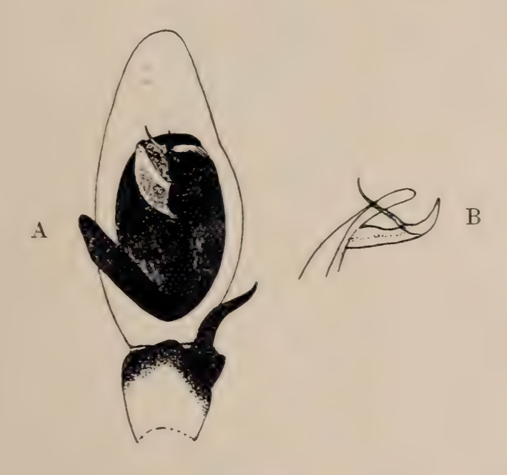


Fig. 13.

Olios freyi n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = Extrémité du conducteur et stylus vus du côté interne.

l'article. Bulbe elliptique, présentant à la base, un processus cultriforme, détaché du bulbe et arqué, dirigé obliquement en avant et du côté interne, recouvrant à sa base une petite apophyse spiniforme. Conducteur naissant à la base du bulbe, du côté interne, recourbé en avant, obtusément terminé, détachant, peu avant son extrémité, une apophyse (stylus) bifurquée, dont la branche interne est plus longue et plus grêle que l'externe (fig. 13 B).

Patella + tibia II > I > IV > III.

Tibias I pourvus de 2-2 épines inférieures et de deux épines de chaque côté. Protarses I munis, dans la moitié basale, de 2-2 épines inférieures et de deux épines de chaque côté. Protarses et tarses garnis en dessous de scopulas atteignant la base des protarses.

Longueur totale, 12^{mm}; longueur du céphalothorax, $6^{mm},2$.

Tibia + patella II = $11^{mm},7$.

Habitat: Faradje (2 ♂, dont le type, I).

O. freyi est voisin de *O. correvoni* Lessert [1], dont la taille est plus petite et le processus basal du bulbe fusiforme. Il présente aussi une grande ressemblance avec *Nisueta similis* Berland [2], dont le bulbe est également pourvu d'un processus basal, mais dont l'apophyse tibiale est d'une forme différente. *O. freyi* doit enfin être étroitement apparenté à *O. kassenjicola* Strand [3] dont la patte-mâchoire n'est pas figurée.

2. *Olios sherwoodi* n. sp.

(Fig. 14.)

♂: Coloration [4], épines comme chez *O. freyi*. Yeux comme chez *O. freyi*, avec les médians antérieurs d'un tiers plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle d'un tiers plus petit que leur diamètre.

Pattes-mâchoires (fig. 14) fauves, avec l'apophyse tibiale et le bulbe brun-noir. Tibia d'un tiers plus long que la patella, deux fois plus long que large, un peu arqué, muni à l'extrémité, du côté externe, d'une apophyse un peu plus courte que l'article, dirigée obliquement en dehors, renflée et convexe à ses bords antérieur et postérieur, arquée et aigüe à l'extrémité. Tarse presque deux fois plus long que large, terminé en rostre triangulaire, obtus, trois fois environ plus court que l'article. Bulbe présentant deux apophyses parallèles, dirigées transversalement du côté interne et dont la postérieure est très aiguë. Le bulbe présente en outre une apophyse

[1] Cf. De Lessert 1921, p. 388, fig. 8 à 11.

[2] Cf. Berland 1922, p. 63, pl. A[2], fig. 3 et 3*a* et fig. 4, 5, 6(texte).

[3] Cf. Strand 1916, p. 79.

[4] L'abdomen de notre seul exemplaire est détérioré.

antérieure triangulaire et deux processus submédians accolés, dont l'inférieur est brusquement replié en arrière et fibuliforme.

Longueur totale, 11^{mm},5; longueur du céphalothorax, 5^{mm},5.

Tibia + patella II = 11^{mm},5.

Habitat: Faradje (1 ♂, type, I).



FIG. 14.

Olios sherwoodi n. sp. ♂.

Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

3. *Olios pacifer* Lessert 1921.

O. pacifer. DE LESSERT 1921, p. 385, fig. 6.

Décrit de Kibonoto (Kilimandjaro).

Habitat: Garamba (♀, VII).

Cette espèce est voisine des *O. coenobita* et *erraticus* Fage [1] de Madagascar.

[1] Cf. FAGE 1926, p. 5 à 7, fig. 1 et 2.

Genre HETEROPODA Latreille 1804.

1. *Heteropoda regia* (Fabricius) 1793.

H. venatoria. CAMBRIDGE. F. O. P. 1897-1905, p. 120, pl. 8, fig. 22 et 23.

Espèce cosmopolite, répandue dans toutes les régions tropicales du monde, signalée en Afrique, du Maroc au Congo et de l'Ethiopie au Cap.

Habitat: Avakubi (♂, IX), Bafwabaka (♂, I), Batama (♂, IX), Faradje (♀, I, ♀ avec cocon, XI), Malela (♂ ♀, VII), Medje (♀, VI, VIII), Poko (♂ ♀, VIII), Stanleyville (♂ ♀, III).

Genre TORANIA Simon 1886.

1. *Torania occidentalis* (Simon) 1887.

Isopeda occidentalis. SIMON 1887, p. 264.
Torania occidentalis. JÄRVI 1912-14, p. 72, fig. 58, pl. 7, fig. 1 à 3, p. 190; STRAND 1913, p. 400; DE LESSERT 1915, p. 41, pl. 2, fig. 43, 44, 45.

Les exemplaires du Congo sont de taille un peu plus grande que le type et que les individus que le Dr CARL avait capturés dans l'Ouganda.

Yeux antérieurs, vus par devant, en ligne droite, subégaux, les médians un peu plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle d'un tiers plus petit que leur diamètre. Yeux postérieurs en ligne presque droite, beaucoup plus large que l'antérieure, les médians d'un tiers environ plus petits que les latéraux, d'un tiers environ plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle presque deux fois plus grand que leur diamètre. Yeux médians des deux lignes formant un groupe à peine plus large en arrière que long, à peine plus étroit en avant qu'en arrière, les yeux antérieurs d'un tiers plus gros que les postérieurs.

Bandeau d'un tiers plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

♀: Longueur totale, 27^{mm} à 33^{mm}; longueur du céphalothorax, 13^{mm} à 15^{mm}.

♂: Longueur totale, 25^{mm}; longueur du céphalothorax, 13^{mm}. Tibia I = 21^{mm}.

H a b i t a t: Akenge (♀, X), Gamangui (♂, II), Poko (♀, VIII), Medje (♀, VI).

T. occidentalis est répandu sur la côte occidentale d'Afrique (Côte d'Yvoire, Côte de l'Or, Togo, Cameroun, Guinée espagnole), le Congo oriental et l'Ouganda.

2. *Torania fagei* n. sp.

(Fig. 15.)

♂: Céphalothorax brun-châtain, éclairci et veiné de noir sur les côtés [1].

Chélicères, pièces buccales, sternum brun-noir. Pattes-mâchoires fauves, variées de noir, avec le tarse brun-noir. Pattes fauves,

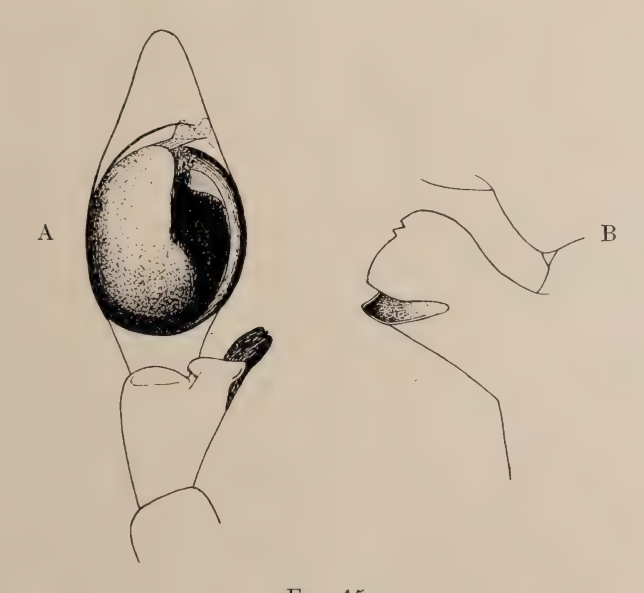


FIG. 15.
Torania fagei n. sp. ♂.
A. = Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = Apophyse tibiale vue du côté externe et un peu par dessus.

[1] Notre exemplaire est en assez mauvais état et la pubescence est effacée.

mouchetées de noir, les tibias et protarses indistinctement annelés de noir. Abdomen détérioré.

Yeux comme chez *T. occidentalis*, avec les yeux médians postérieurs séparés par un intervalle un peu plus grand que leur diamètre, les yeux médians antérieurs d'un cinquième plus gros que les postérieurs.

Céphalothorax aussi large que long.

Marge inférieure des chélicères armée de quatre dents.

Pattes-mâchoires (fig. 15). Tibia plus long que la patella et deux fois plus court que le tarse, présentant à l'extrémité, sur le bord externe, une robuste apophyse divisée par une profonde échancrure en deux branches dirigées obliquement en avant et en dehors. La branche inférieure (fig. 15 A) est, vue par dessous, malléiforme, la supérieure (fig. 15 B), plus longue, est déprimée, dilatée vers l'extrémité, avec le bord antérieur tronqué presque droit et muni de deux denticules. Tarse deux fois plus long que large, terminé en rostre trois fois plus court que l'article. Bulbe elliptique, entouré d'un stylus naissant au bord antérieur du côté externe, recourbé en arrière puis en avant le long du bord interne, détaché du bulbe en avant et dirigé vers le bord externe, son extrémité reposant sur un conducteur membraneux, peu visible.

Tibias I pourvus de 3-3 épines en dessous et de deux latérales de chaque côté. Protarses I munis de 2-2 épines inférieures dans la moitié basale et d'une épine latérale de chaque côté.

Longueur totale, 13^{mm}; longueur du céphalothorax, 6^{mm}.

Tibia I = 8^{mm}.

Habitat: Medje (1 ♂, type, VI).

T. fagei diffère de *T. variata* Pocock par la forme de l'apophyse tibiale des pattes-mâchoires et le rostre plus court (Cf. Pocock 1899, pl. 58, fig. 30 et 30*b*).

3. *Torania montandoni* n. sp.

(Fig. 16 et 17.)

♂: Céphalothorax testacé, varié de brun, avec les yeux situés sur des tachettes noires. Chélicères, pièces buccales, sternum testacés. Pattes testacées, criblées de points bruns et ornées de quelques taches plus grosses, notamment sur les fémurs et la base des tibias.

Abdomen fauve obscur, orné de nombreuses tachettes brunes assez serrées. Région ventrale testacée, présentant, en arrière du pli épigastrique, une large tache noire n'atteignant pas les filières, qui sont testacées.

Yeux comme chez *T. occidentalis*, mais avec les postérieurs en ligne légèrement recurvée (une ligne tangente au bord antérieur des latéraux passerait vers le centre des médians), les yeux médians antérieurs d'un sixième plus gros que les médians postérieurs.

Bandeau égal environ au diamètre des yeux médians antérieurs.

Céphalothorax, dentition des chélicères, épines des pattes comme chez *T. fagei*.

Epigyne (fig. 16) du même type que chez *T. occidentalis*, présentant une plagule piriforme séparant deux lobes obliques et arqués, réunis en arrière sur la ligne médiane.



Fig. 16.
Torania montandoni n. sp. ♀.
Epigyne (sous liquide).

Longueur totale, 11^{mm}; longueur du céphalothorax, 5^{mm}.

Tibia I = $5^{mm},2$.

♂: Coloration et caractères comme chez la ♀. Groupe des yeux médians aussi long que large.

Pattes-mâchoires (fig. 17) fauves, avec les apophyses tibiales et le bulbe en grande partie brun-noir. Tibia d'un tiers plus long que la patella, pourvu dans la moitié antérieure, du côté externe, d'une apophyse divisée dès la base en deux branches divergentes (presque à angle droit). Branche postérieure dirigée perpendiculairement en dehors, obtuse, munie, sur son bord antérieur, d'une carène comprimée, arrondie à la base, graduellement atténuée vers l'extrémité. Branche antérieure dirigée en avant, arquée en dehors, plus courte que la postérieure. Tarse deux fois plus long que le tibia, deux fois plus long que large, terminé en rostre triangulaire obtus, presque trois fois plus court que l'article. Bulbe assez petit, elliptique, entouré d'un stylus terminé au bord antérieur en pointe sétiforme dirigée en dehors, reposant sur un petit conducteur transparent.

Longueur totale, 10^{mm}; longueur du céphalothorax, 5^{mm}.

Tibia I = 7^{mm}.

H a b i t a t: Poko (♂ ♀, types, VIII).

T. montandoni se distingue de ses congénères par sa coloration sa petite taille, les apophyses tibiales des pattes-mâchoires. Cette espèce est peut-être voisine de *T. nigriventris* Simon [1].

Outre les *T. occidentalis*, *fagei* et *montandoni*, on connaît trois espèces africaines du genre *Torania* : *T. manni* Strand 1906 (Lagos),

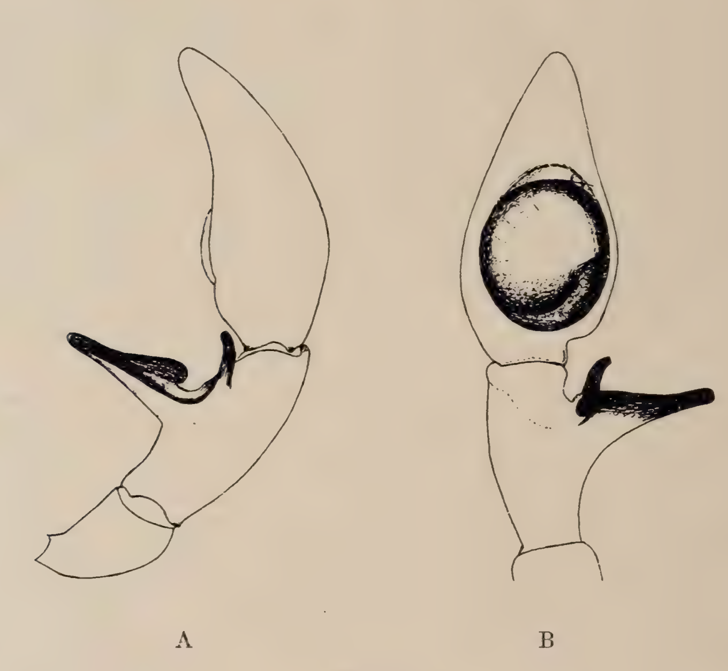


Fig. 17.

Torania montandoni n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
B. = Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

T. scutata Pocock 1903 (Cameroun), *T. variata* Pocock 1899 (Afr. occ. et Ouganda).

Simon (1909, p. 339) a créé, aux dépens du genre *Heteropoda*, un genre *Barylestis*, qui ne paraît différer du genre *Torania* que par le groupe des yeux médians à peine plus long que large.

[1] J'ignore dans quel mémoire a été publiée la description de *T. nigriventris* que Simon (1892-1903, Vol. 2, p. 40) mentionne de l'Afrique occidentale.

Genre Clubiona Latreille 1804.

1. *Clubiona annuligera* n. sp.

(Fig. 18.)

♀: Céphalothorax fauve, rembruni en avant. Chélicères, pièces buccales brun-noir. Sternum fauve. Pattes-mâchoires et pattes fauves, rembrunies vers l'extrémité. Abdomen brun, ponctué de testacé, orné en avant d'une zone longitudinale éclaircie, dilatée en arrière en bande pennée, testacée. Flancs bruns, ornés de lignes longitudinales testacées. Région ventrale gris-testacé, marquée de deux bandes longitudinales brunes, peu distinctes. Filières testacées.

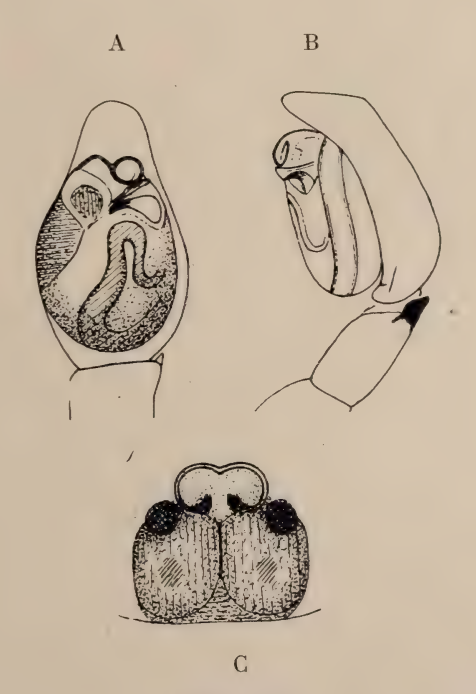


Fig. 18.

Clubiona annuligera n. sp.

A. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
C. = ♀. Epigyne (sous liquide).

Yeux antérieurs en ligne droite, subégaux, les médians un peu plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés de ces derniers par un intervalle égal environ à leur rayon (deux fois plus petit chez le ♂). Yeux postérieurs en ligne presque droite, subégaux, les médians plus écartés l'un de l'autre que des latéraux (presque deux fois), séparés par un intervalle plus de deux fois plus grand que leur diamètre (presque deux fois chez le ♂). Yeux médians des deux lignes disposés en trapèze plus étroit en avant qu'en arrière et presque deux fois plus large en arrière que long, les antérieurs à peine plus gros que les postérieurs.

Bandeau un peu plus court que le rayon des yeux médians antérieurs.

Marge inférieure des chélicères pourvue de deux dents subégales, écartées.

Tibias I et II munis de 2-2 épines inférieures; protarses I pourvus de 1-1 épines en dessous. Tibias III présentant deux épines inférieures (trois chez le ♂).

Epigyne (fig. 18 C) formant une plaque fauve un peu plus large que longue, à angles arrondis, présentant en avant une fossette rebordée, deux fois plus large que longue, séparée du pli épigastrique par un intervalle deux fois environ plus long que la fossette.

Longueur totale, 8^{mm}; longueur du céphalothorax, $3^{mm},5$.

♂: Coloration, yeux, épines voir ♀.

Pattes-mâchoires (fig. 18 A et B) fauves. Tibia de même longueur environ que la patella, muni à l'extrémité , du côté externe, d'une petite apophyse noirâtre, tronquée en biseau. Tarse un peu plus long que tibia + patella, presque deux fois plus long que large, terminé en rostre obtus très court, quatre fois plus court que l'article, vu de profil, obliquement tronqué. Bulbe ovale, muni près de l'extrémité, du côté externe, d'un petit processus atténué et recourbé du côté interne. Stylus naissant sur le bord interne du bulbe, dirigé en avant, recourbé du côté externe et en arrière, enroulé en boucle à l'extrémité.

Abdomen présentant en avant un scutum fauve.

Longueur totale, $6^{mm},5$; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

Habitat: Faradje (♂ ♀, types, I).

Espèce remarquable par son stylus recourbé en boucle chez le ♂.

Genre Chiracanthium C.-L. Koch 1839.

1. *Chiracanthium africanum* Lessert 1921.

(Fig. 19.)

C. africanum. De Lessert 1921, p. 411, fig. 41 à 44.

H a b i t a t: Faradje (♂ ♀, I).
Décrit du Kilimandjaro et du Mérou.

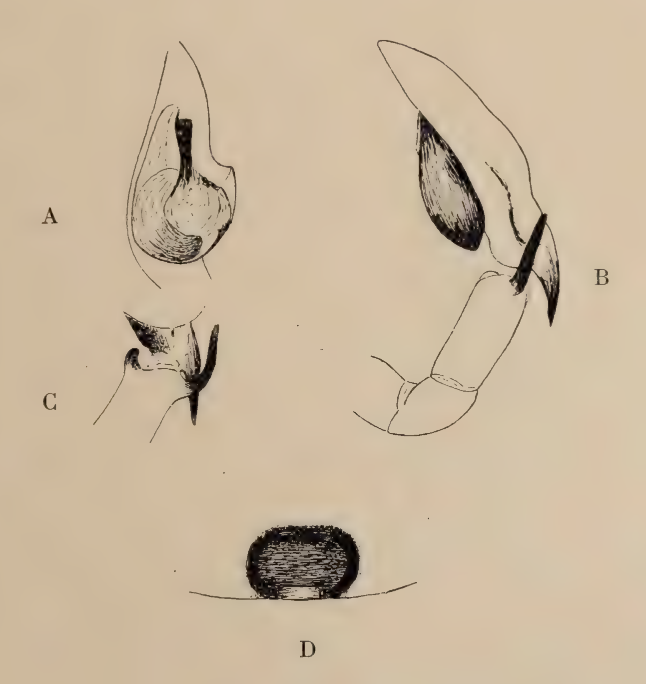


Fig. 19.

Chiracanthium africanum Lessert.

A. = ♂. Tarse de la patte-mâchoire gauche vu par dessous.
B. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
C. = ♂. Extrémité du tibia vue par dessous et un peu du côté externe.
D. = ♀. Epigyne (sous liquide).

2. *Chiracanthium verneti* n. sp.

(Fig. 20.)

♂: Céphalothorax, pattes-mâchoires, pattes, pièces buccales, sternum fauves. Yeux situés sur des tachettes noires. Chélicères brun-rougeâtre. Abdomen et filières testacés.

Céphalothorax convexe, à front étroit.

Yeux antérieurs subégaux, en ligne à peine procurvée, les médians d'un tiers plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle d'un tiers plus grand que leur rayon.

Yeux postérieurs en ligne droite, subégaux, subéquidistants, séparés par un intervalle environ égal à leur diamètre. Yeux médians

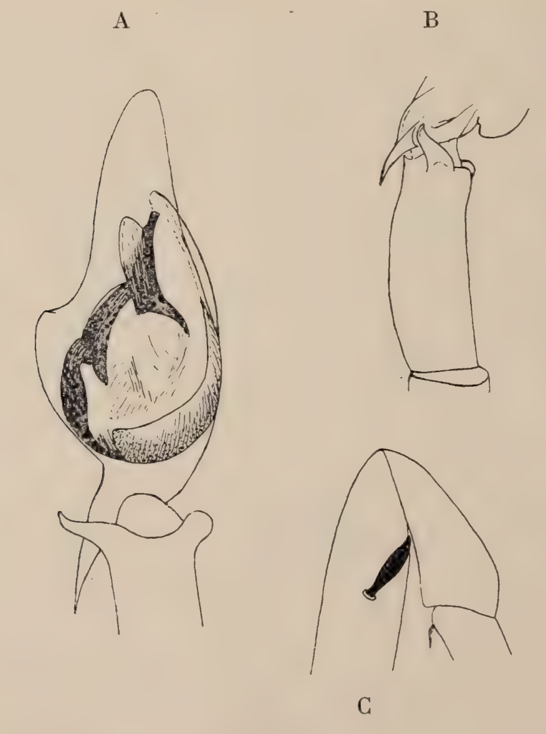


Fig. 20.

Chiracanthium verneti n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire droite vue par dessous.
B. = Tibia et base du tarse vus du côté externe.
C. = Extrémité du fémur, patella et base du tibia II vus par devant.

des deux lignes subégaux, disposés en rectangle à peine plus large en arrière qu'en avant, à peine plus large que long.

Bandeau vertical, deux fois environ plus court que le rayon des yeux médians antérieurs.

Marge inférieure des chélicères munie de deux dents écartées.

Pattes-mâchoires voisines de celles de *C. africanum*, mais chez cette espèce l'apophyse tibiale est coudée à la base, puis droite et dirigée en avant, la branche apicale interne du processus caractéristique du bulbe est spiniforme (fig. 19 A).

Chez *C. verneti* (fig. 20 A et B), le tibia est plus de deux fois plus long que large et présente à l'extrémité, du côté interne, une saillie arrondie et, du côté externe, une apophyse noire dirigée obliquement en dehors, arquée en avant, subaiguë. Tarse un peu plus long que tibia + patella; rostre plus court que le bulbe; apophyse postérieure externe du tarse plus longue que l'apophyse tibiale et très effilée. Stylus très fin, noir, naissant vers le milieu du bord externe du bulbe, recourbé le long du bord interne jusqu'à l'extrémité d'un conducteur membraneux, blanc. Du côté externe de ce conducteur, un processus caractéristique longitudinal, dont l'extrémité, bifide, est formée d'une saillie arrondie externe et d'une branche interne légèrement dilatée et tronquée à l'extrémité, noire (fig. 20 A).

Tibias I pourvus de 4-4 épines inférieures. Protarses I munis en dessous de deux épines subbasales, d'une submédiane et d'une apicale. Fémurs II armés d'une épine antérieure subapicale, déprimée, lancéolée (fig. 20 C) [1]. Tibias II présentant à la base en dessous une petite convexité surmontée de deux épines. Protarses IV armés en dessous d'une douzaine d'épines.

Article apical des filières supérieures aussi long que l'article basal.

Longueur totale, 6^{mm}; longueur du céphalothorax, $2^{mm},7$.

Tibia I = 5^{mm}.

Habitat: Medje (1 ♂, type, VI), Avakubi (♂, VIII).

Je décris ici la ♀ inédite de *Chiracanthium filipes* Simon 1898, bien que cette espèce n'ait pas été recueillie par l'expédition de l'American Museum.

[1] Comme chez *C. africanum* Lessert.

3. *Chiracanthium filipes* Simon 1898.

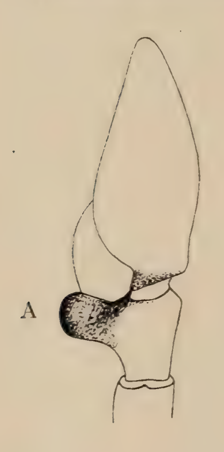
(Fig. 21.)

C. filipes (♂). Simon 1892-1903, Vol. 2, p. 206, Note 1.

♀: Céphalothorax testacé, orné de trois bandes noirâtres convergeant en arrière vers la strie thoracique. Chélicères, pièces buccales, sternum, pattes-mâchoires, pattes testacés. Abdomen gris-testacé, tacheté de blanc; sur la ligne médiane longitudinale, une série de chevrons brun-noir. Filières testacées.

Céphalothorax convexe, à front large.

Yeux antérieurs subégaux, en ligne à peine procurvée, les médians à peine plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal environ à leur diamètre. Yeux postérieurs subégaux, en ligne à peine recurvée, subéquidistants, séparés par un intervalle deux fois environ plus grand que leur diamètre. Yeux médians des deux lignes subégaux, disposés en groupe un peu plus étroit en avant qu'en arrière, beaucoup plus large en arrière que long.



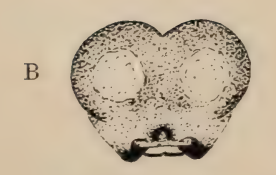


Fig. 21.
Chiracanthium filipes Simon.
A. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessus.
B. = ♀. Epigyne (sous liquide).

Bandeau égal au rayon des yeux médians antérieurs.

Marge inférieure des chélicères armée de six dents subégales.

Pattes I très longues, les protarses et tarses inermes, filiformes, arqués, ornés de petits anneaux foncés simulant des articulations.

Protarses IV munis de deux épines basales en dessous.

Epigyne (fig. 21 B) en plaque d'un quart plus large que longue, formée de deux réceptacles séminaux fauves arrondis accolés et bombés, séparés du pli épigastrique par un intervalle orné d'une fossette médiane très petite et d'un

espace transversal séparant deux saillies coniques, obtuses, postérieures.

Longueur totale, 4^{mm}; longueur du céphalothorax, $1^{mm},7$.

Tibia I = $2^{mm},7$.

♂: Diffère de la ♀ par l'extrémité des fémurs, les patellas, la base et l'extrémité des tibias, la base des protarses brun-noir. La tache abdominale est mieux marquée que chez la ♀, et les chevrons sont parfois soudés les uns aux autres. Les filières sont brun-noir ou tachetées de brun-noir, la région ventrale est ornée d'une bande brun-noir effacée (parfois absente) et la région épigastrique est fréquemment teintée de brun-noir.

Yeux et pattes comme chez la ♀.

Chélicères légèrement projetées et atténuées en avant, leur marge inférieure pourvue d'une carène suivie de six dents subégales.

Pattes-mâchoires (fig. 21 A) fauve-testacé, avec l'apophyse tibiale et l'extrémité du bulbe teintées de brun-noir. Tibia de même longueur en dessus que la patella, deux fois plus long que large, pourvu à l'extrémité, du côté externe, d'une large apophyse dirigée en dehors, à bords parallèles, arrondie à l'extrémité, son bord antérieur rebordé en dessous et présentant une petite pointe noire submédiane. Le bord antérieur de l'apophyse tibiale présente à sa base une petite pointe peu visible dirigée obliquement en avant et du côté interne. Tarse dépourvu d'apophyse basale, fusiforme, étroit, deux fois plus long que large, terminé en rostre quatre fois plus court que l'article. Bulbe assez volumineux, arrondi et débordant le tarse en arrière.

Article apical des filières supérieures beaucoup plus court que le basal.

a) Longueur totale, 4^{mm} [1]; longueur du céphalothorax, $1^{mm},8$. Tibia I = 4^{mm}.

b) Longueur totale, $3^{mm},3$; longueur du céphalothorax, $1^{mm},5$. Tibia I = $3^{mm},3$.

H a b i t a t: Umbilo (Natal) (L. Bevis leg.) (Durban Museum).

Cette élégante petite espèce, décrite du Natal et voisine de *C. clavigerum* Simon 1897 [2], également du Natal, se différencie des espèces les mieux caractérisées du genre *Chiracanthium* par ses

[1] 6^{mm} chez le type.

[2] Cf. Simon 1897, p. 8.

pattes antérieures inermes, très longues et filiformes, l'armature des chélicères. Nos exemplaires diffèrent du type par leur taille un peu plus petite et la dentition de leur chélicères.

Genre Ctenus Walckenaer 1805.

1. *Ctenus capulinus* (Karsch) 1879.

Phoneutria capulina (♂). Karsch 1879, p. 348.
C. burtoni (♂). F. O. P. Cambridge 1898, p. 25, pl. 3, fig. 3.
C. scopulatus (♀). Pocock 1899, p. 871, pl. 57, fig. 25.
C. capulinus (♂♀). Des Arts 1912, p. 191, pl. 1, fig. 3.

Habitat: Medje (♂ ♀, VI).
Paraît très répandu en Afrique occidentale.

2. *Ctenus coccineipes* Pocock 1903.

(Fig. 22, 23.)

C. coccineipes. Pocock 1903, p. 262; Des Arts 1912, p. 191.

♀: Céphalothorax brun-rouge foncé, couvert de pubescence grise. Chélicères brun-noir, garnies de crins noirs. Pièces buccales, sternum brun-noir. Pattes brun-noir à pubescence grise, les fémurs I à III revêtus en dessous de pubescence rouge-orangé vif. Abdomen brun foncé, couvert de pubescence gris foncé, orné de tachettes orangées, dont les quatre plus grosses sont disposées en carré dans la moitié postérieure. Région ventrale noire, garnie de pubescence rouge foncé, coupée d'une bande médiane noire.

Vue de profil, la région céphalique est plane, la région thoracique légèrement convexe.

Yeux de la deuxième ligne, vus par devant, disposés en ligne procurvée (presque droite par leurs bases), les latéraux deux fois plus petits que les médians, ovales et obliques. Les médians sont séparés l'un de l'autre par un intervalle un peu plus petit que leur diamètre et des latéraux par un intervalle trois fois environ plus petit que leur diamètre. Yeux médians des deux lignes, vus par devant, disposés en trapèze plus étroit en avant qu'en arrière, un peu plus large en arrière que long, les antérieurs un peu plus petits que les postérieurs.

Bandeau vertical, presque deux fois plus haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Marge inférieure des chélicères pourvue de quatre dents subégales.

Tibias I munis de 5-5 épines inférieures; protarses I armés de 3-3 épines en dessous [1].

Epigyne (fig. 22) présentant une plaque clypéiforme noire d'un quart plus large que longue, munie de chaque côté, en arrière, d'une longue dent grêle dirigée obliquement en dedans et en arrière.

Longueur totale, $26^{mm},5$; longueur du céphalothorax, 12^{mm}. Tibia I = 12^{mm}.

♂: Coloration comme chez la ♀, la pubescence grise du céphalothorax et des pattes remplacée par des poils fauve-doré. Abdomen couvert de pubescence fauve-cuivré et rouge-orangé, orné de quatre taches noirâtres.

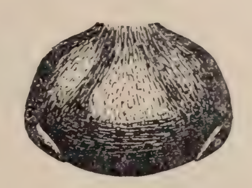


FIG. 22.
Ctenus coccineipes Pocock. ♀.
Epigyne (à sec).

Yeux comme chez la ♀, les yeux de la deuxième ligne séparés l'un de l'autre par un intervalle deux fois plus petit que leur diamètre.

Bandeau à peine plus haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Pattes-mâchoires (fig. 23 A et B) longues et grêles, fauves tachées de noirâtre, couvertes de pubescence fauve-doré. Tibia cylindrique, presque deux fois plus long que la patella, de même longueur environ que le tarse, plus de quatre fois plus long que large, muni, du côté externe, d'une apophyse subapicale conique terminée par une petite pointe noire. Cette pointe, vue du côté externe (fig. 23 A), est tronquée en biseau. Tarse deux fois plus long que large, terminé en rostre obtus trois fois environ plus court que l'article. Bulbe petit, elliptique, muni d'une apophyse médiane allongée, creusée à ses bords interne et externe, et d'un stylus recourbé en dehors.

Pattes longues et grêles (Tibia I > céphalothorax). Protarse IV droit.

Longueur totale, $19^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $10^{mm},5$. Tibia I = 13^{mm}.

[1] Chez le ♂, on distingue en outre une épine inférieure médio-apicale et trois épines de chaque côté.

H a b i t a t: Medje (♂ ♀, VI).

Cette espèce, remarquable par la belle couleur rouge-orangé des fémurs, a été décrite par Pocock du Cameroun.

Le ♂ est voisin, par la forme des pattes-mâchoires, de *C. hexastictus* Simon 1909 du Congo français; il s'en distingue par sa taille plus grande et, peut être, par la couleur des fémurs dont Simon ne parle pas.

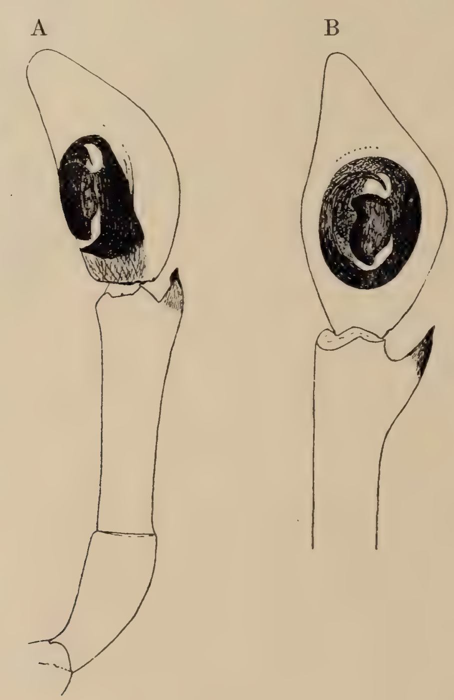


Fig. 23.
Ctenus coccineipes Pocock. ♂.
A. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
B. = Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

3. *Ctenus cavaticus* Des Arts 1912[1] var. *minor* n. var.

(Fig. 24.)

♀: Diffère du type par sa petite taille.

Céphalothorax, pattes fauves, teintés de brun. Chélicères brun-noir. Pièces buccales et sternum brun-olivâtre. Abdomen

[1] *C. cavaticus* (♀). Des Arts 1912, p. 208, pl. 3, fig. 38.

brun-olivâtre, avec une tache antérieure lancéolée, claire, indistincte et deux séries longitudinales de quatre taches noirâtres reliées par des lignes transversales indistinctes. Région ventrale fauve obscur, mouchetée de blanc et ornée d'une large tache clypéiforme noire s'étendant du pli épigastrique aux filières, fortement rétrécie en arrière, avec les bords arqués. Filières testacées. Pubescence de l'abdomen fauve, plus claire sur la tache testacée lancéolée antérieure, mouchetée de blanc sur les flancs.

Yeux comme chez *C. coccineipes*, avec les médians de la deuxième ligne séparés des latéraux par un intervalle égal à leur rayon (plus petit chez le ♂). Bandeau égal environ au diamètre des yeux médians antérieurs.

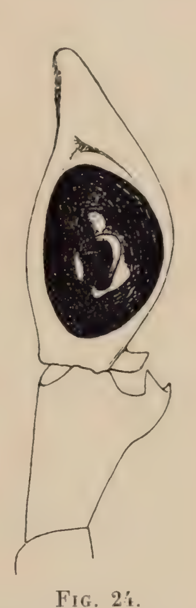


FIG. 24.
Ctenus cavaticus Des Arts var. *minor* n. var. ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

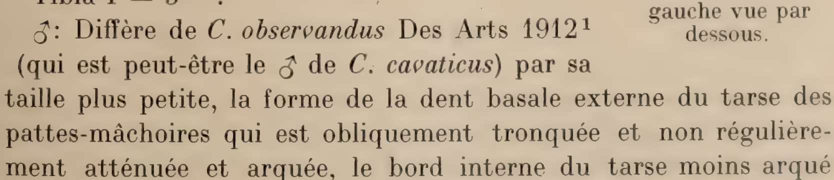
Marge inférieure des chélicères munie de quatre dents subégales.

Tibias I munis en dessous de 5-5 épines (il y a en outre chez le ♂ une latérale antérieure et deux postérieures). Protarses I pourvus de 3-3 épines inférieures, mais sans épine médio-apicale (le ♂ présente en outre une latérale postérieure et deux latérales antérieures).

Epigyne caractéristique (Cf. fig. 38 de DES ARTS) pourvue de deux dents divergentes, naissant vers le milieu environ de la longueur de la plaque, qui est environ aussi longue que large.

Longueur totale, 12mm,5; longueur du céphalothorax, 6mm,5.

Tibia I = 5mm.



♂: Diffère de *C. observandus* Des Arts 1912[1] (qui est peut-être le ♂ de *C. cavaticus*) par sa taille plus petite, la forme de la dent basale externe du tarse des pattes-mâchoires qui est obliquement tronquée et non régulièrement atténuée et arquée, le bord interne du tarse moins arqué vers la base (Cf. notre fig. 24 avec la fig. 43 de DES ARTS, *loc. cit.*).

Tibia de même longueur en dessus que la patella, deux fois envi-

[1] Cf. DES ARTS 1912, p. 210, pl. 3, fig. 43. *C. cavaticus* et *observandus* sont tous deux cités de Knako-Kimpoko (Congo).

ron plus long que large; tarse deux fois plus long que le tibia et deux fois plus long que large, terminé en rostre grêle, trois fois plus court que le tarse (fig. 24).

Protarse IV légèrement arqué à l'extrémité.

Longueur totale, 13^{mm}; longueur du céphalothorax, 7^{mm}.

Tibia I = 9^{mm}.

Habitat: Medje (1 ♂, 1 ♀, types, VI).

Genre Anahita Karsch 1880.

1. *Anahita cambridgei* Lessert 1915.

Ctenus debilis (♀, non ♂). Strand 1908, p. 43, pl. 2, fig. 9.
A. debilis (♀). De Lessert 1915, p. 45, pl. 2, fig. 47.
A. cambridgei (♂). De Lessert 1915, p. 47, pl. 2, fig. 41, 42.

Les *Anahita debilis* et *cambridgei* que j'ai décrits en 1915 me paraissent constituer les deux sexes d'une même espèce [1] à laquelle se rattacherait la ♀ de *Ctenus debilis* décrit et figuré par Strand (*loc. cit.*).

Par contre, le ♂ de *Ctenus debilis* décrit par Strand et dont le tibia de la patte-mâchoire est muni d'une apophyse, se rapporterait au type de Pavesi [2].

Répandu en Afrique orientale et en Ethiopie.

Habitat: Riv. Aka (♀, IX), Garamba (♀, VII), Yakuluku (♀, VIII).

2. *Anahita strandi* n. sp.

(Fig. 25.)

♀: Céphalothorax brun-noirâtre, coupé d'une bande médiane et de deux bandes submarginales plus étroites, fractionnées et peu distinctes, plus claires. Une tache en V au niveau de la strie thoracique, des traits rayonnants et une ligne marginale noirs. Pattes-mâchoires fauves, tachées de noir. Chélicères fauve obscur, striées de noir. Pièces buccales, sternum brun-noir. Hanches, fémurs des

[1] Les différences signalées dans le nombre des épines sont d'ordre sexuel.
[2] Cf. Pavesi 1895, p. 523.

pattes brun-noir, mouchetés de testacé, les autres articles presque entièrement fauve-rougeâtre. Abdomen noir, orné d'une bande médiane formée d'une série longitudinale de taches rhomboédriques accolées, testacées. Région ventrale brun-noir. Pubescence (frottée) fauve et blanche. Filières inférieures noires, les supérieures fauves.

Céphalothorax, vu de profil, plan en dessus.

Yeux de la deuxième ligne, vus par devant, disposés en ligne procurvée (légèrement procurvée par leurs bases), les latéraux deux fois plus petits que les médians, ovales et obliques. Les médians sont séparés l'un de l'autre par un intervalle d'un tiers plus petit que leur diamètre et des latéraux par un intervalle trois fois environ plus petit que leur diamètre. Yeux médians des deux lignes, vus par devant, disposés en trapèze beaucoup plus étroit en avant qu'en arrière, un peu plus large en arrière que long, les antérieurs d'un tiers plus petits que les postérieurs.

Bandeau vertical, d'un cinquième plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Labium plus large que long, n'atteignant pas le milieu de la longueur des lames.

Marge postérieure des chélicères présentant trois dents, suivies d'un denticule postérieur plus petit.

Sternum aussi large que long.

Tibias I pourvus de 5-5 épines en dessous et d'une épine latérale antérieure; protarses I munis de 3-3 épines inférieures, sans épines latérales.

Epigyne (fig. 25 B) occupant un espace à peine plus long que large, dilaté au milieu, subhexagonal, divisé par un septum brun, bordé de noir. Ce septum remplit la moitié postérieure de la fossette et est limité de chaque côté, dans la moitié antérieure, par une étroite dépression blanche oblique. Les rebords latéraux de la fossette sont terminés en arrière en deux dents à peine visibles (seulement à sec).

Longueur totale, 10^{mm}; longueur du céphalothorax, $4^{mm},2$.

Tibia I = 4^{mm}.

♂: Coloration comme chez la ♀, avec les fémurs nettement annelés de noir à l'extrémité.

Yeux comme chez la ♀, avec les médians de la deuxième ligne séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur rayon et des latéraux par un intervalle trois fois plus petit que leur rayon.

Epines des pattes comme chez la ♀, mais tibias I présentant une épine latérale antérieure et deux latérales postérieures; protarses I munis de trois épines latérales de chaque côté.

Pattes-mâchoires (fig. 25 A et C) voisines de celles de *A. cambridgei* Lessert[1], dont elles diffèrent par le tibia un peu plus long, la forme du conducteur et du stylus. Tibia d'un tiers plus long que la patella, trois fois environ plus long que large, muni de deux épines supérieures, de deux épines internes, d'une série apicale de crins spiniformes en dessous, mais dépourvu d'apophyse. Tarse à peine plus long que le tibia, deux fois plus long que large, terminé en rostre

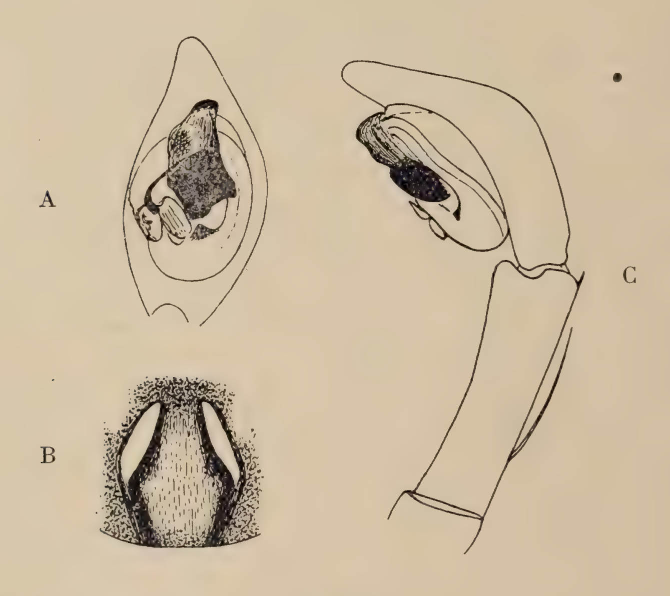


Fig. 25.

Anahita strandi n. sp.

A. = ♂. Tarse patte-mâchoire gauche vu par dessous.
B. = ♀. Epigyne (sous liquide).
C. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

cinq fois plus court que l'article. Conducteur du stylus présentant une région basale plus foncée que l'apicale et séparée de cette dernière par une dépression transversale où repose un petit stylus grêle (fig. 25 A).

[1] Cf. De Lessert 1915, p. 47, pl. 2, fig. 41, 42.

Longueur totale, $8^{mm},2$; longueur du céphalothorax, $4^{mm},2$. Tibia I = $5^{mm},2$.

H a b i t a t: Garamba (♂ ♀, types, VII), Faradje (♀, I).

Anahita cambridgei et *strandi* rappellent certains *Ctenus* amoindris (sous-genre *Leptoctenus*) par la quatrième dent de la marge inférieure des chélicères réduite et par le bandeau étroit (Cf. SIMON 1892-1903, Vol. 2, p. 109).

Le genre *Anahita* ne différerait guère de ces *Ctenus* que par le labium plus large que long, le sternum aussi large que long et le tibia des pattes-mâchoires dépourvu d'apophyses, caractère que l'on retrouve cependant chez *Ctenus colonicus* des Arts 1912 qui forme le passage entre ces deux genres.

3. *Anahita faradjensis* n. sp.

(Fig. 26.)

♀: Céphalothorax brun-noirâtre, coupé d'une bande médiane testacée couverte de poils blancs, orné d'une bande submarginale plus étroite testacée et d'une ligne marginale noire. Chélicères fauves, rayées de noirâtre en avant. Pièces buccales, sternum testacés. Pattes-mâchoires et pattes fauves, les fémurs très indistinctement tachés de noirâtre. Abdomen noirâtre, tacheté de testacé, avec une large bande médiane blanc-testacé à bords parallèles et presque droits. Région ventrale et filières blanc-testacé, tachetées de noirâtre.

Région céphalique, vue de profil, plane; région thoracique convexe.

Yeux de la deuxième ligne, vus par devant, disposés en ligne procurvée (presque droite par leurs bases), les latéraux un peu plus de deux fois plus petits que les médians, ovales et obliques. Les médians sont séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur rayon et des latéraux par un intervalle deux fois plus petit. Yeux médians des deux lignes, vus par devant, disposés en trapèze beaucoup plus étroit en avant qu'en arrière, plus large en arrière que long, les antérieurs d'un tiers plus petits que les postérieurs.



FIG. 26.
Anahita faradjensis n. sp. ♀.
Epigyne (sous liquide).

Bandeau d'un tiers plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Marge inférieure des chélicères munie de trois dents subégales et de deux denticules postérieurs à peine visibles.

Labium et sternum comme chez *A. strandi.*

Tibias I pourvus de 5-5 épines inférieures, sans épines latérales. Protarses I munis de 3-3 épines en dessous, sans épines latérales.

Epigyne (fig. 26) occupant un espace noirâtre subhexagonal, un peu plus large en arrière que long, divisé par un septum longitudinal testacé, resserré vers le milieu, dilaté en ⊥ arrière. De chaque côté, en arrière de la branche postérieure du septum, une dent grêle dirigée obliquement en dedans.

Longueur totale, 6^{mm}; longueur du céphalothorax, $2^{mm},5$; largeur du céphalothorax, 2^{mm}.

Tibia I = $2^{mm},2$.

Habitat: Faradje (1 ♀, type, I).

Il est possible que cette forme soit la ♀ d'*A. lineata* Simon 1896 ou de *A. unifasciata* Simon 1904, dont on ne connaissaît jusqu'ici que le ♂.

Le genre *Anahita* est représenté en Afrique par les espèces suivantes:

A. cambridgei Lessert 1915 (Afr. or., Congo), *A. faradjensis* n. sp., *A. icterica* Simon 1909 (Guin. port.), *A. insularis* Strand 1907 (Nossi-bé), *A.* (?) *kiwuensis* Strand 1916 (Lac Kivou), *A. lineata* Simon 1896 (Congo), *A. lurida* Simon 1896 (Sierra-Leone), *A. mamma* Karsch 1884 (Ile Rolas), *A. strandi* n. sp., *A. unifasciata* Simon (Congo).

Anahita nigritarsis Pavesi 1897 d'Ethiopie, dont le sternum est plus long que large et dont les pattes-mâchoires présentent une apophyse tibiale, doit plutôt être attribué au genre *Ctenus.*

Genre Syrisca Simon 1885.

1. *Syrisca longicaudata* n. sp.

(Fig. 27 et 28.)

♀: Céphalothorax, chélicères, pièces buccales, sternum, pattes brun-rouge. Abdomen noirâtre, orné, dans la moitié antérieure, d'une zone longitudinale éclaircie, de quatre taches arrondies, tes-

tacées, disposées en trapèze et, dans la moitié postérieure, de quelques chevrons testacés. Flancs testacés, mouchetés de noirâtre. Région ventrale et filières testacés. Corps couvert de poils simples, fauve doré sur le céphalothorax et les pattes, noirâtres et fauve clair sur l'abdomen.

Céphalothorax plus long (7^{mm}) que large ($5^{mm},2$); vu de profil, il est un peu convexe, avec la région oculaire proclive.

Yeux antérieurs, vus par devant, en ligne procurvée (une ligne tangente à la base des médians passerait près du centre des latéraux), les médians d'un quart environ plus gros que les latéraux, d'un tiers plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle un peu plus petit que leur rayon. Yeux postérieurs en ligne un peu plus large que l'antérieure, légèrement procurvée (une ligne tangente au bord postérieur des latéraux passerait par le centre des médians), subégaux, les médians un peu plus rapprochés (d'un quart) l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal à leur diamètre. Yeux médians des deux lignes disposés en carré, les antérieurs d'un quart plus gros que les postérieurs. Yeux latéraux des deux lignes séparés par un intervalle d'un tiers plus étroit que leur diamètre.

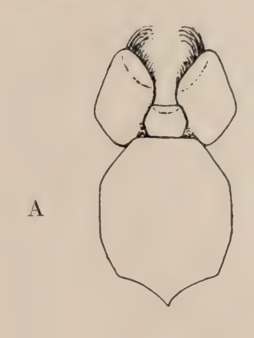




Fig. 27.
Syrisca longicaudata n. sp. ♀.
A. = Sternum et pièces buccales.
B. = Epigyne (sous liquide).

Bandeau vertical, un peu plus long que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Chélicères convexes et verticales, leur marge inférieure munie de deux dents séparées.

Labium (fig. 27 A) subhexagonal, aussi long environ que large, atteignant presque en avant le milieu de la longueur des lames.

Lames-maxillaires (fig. 27 A) à bords droits, presque parallèles, obliquement tronquées, avec les angles obtus.

Sternum (fig. 27 A) un peu plus long que large, terminé en pointe triangulaire au niveau des hanches IV qui sont contiguës.

Pattes robustes; tous les protarses et tarses garnis d'épaisses scopulas.

Patella + tibia IV > I > II > III.

Tibias I munis de 3-3 épines en dessous, sans épines latérales; protarses I pourvus de deux épines inférieures sub-basales, sans épines latérales. Deux griffes tarsales armées de trois dents. Fascicules ungueaux bien développés.

Filières inférieures connées, légèrement arquées, à peine plus courtes que l'article basal des filières supérieures. Article apical des filières supérieures d'un cinquième plus long que l'article basal,

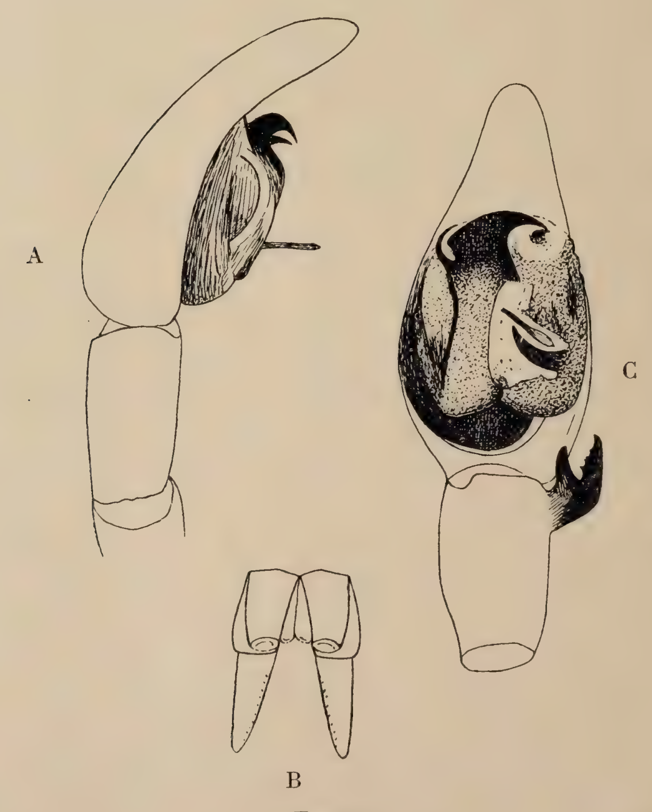


Fig. 28.

Syrisca longicaudata n. sp.

A. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue du côté interne.
B. = ♀. Filières vues par dessous.
C. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

plus grêle, acuminé (fig. 28 B). Filières médianes à peine plus courtes et un peu plus grêles que les inférieures.

Epigyne (fig. 27 B) creusé d'une fossette testacée subrectangulaire, profonde et plus foncée en avant, rétrécie, élevée et tronquée droit en arrière, d'un tiers environ plus longue que large en avant, limitée en avant par un rebord deux fois recurvé et de chaque côté par un rebord semicirculaire.

Longueur totale, 17^{mm}; longueur du céphalothorax, 7^{mm}. Tibia I = 4^{mm}, 2.

♂: Coloration et caractères comme chez la ♀, avec les yeux médians un peu plus rapprochés, les tibias I munis en outre de trois épines de chaque côté, les protarses I d'une épine de chaque côté.

Pattes-mâchoires (fig. 28 A et C) fauve-rouge. Tibia d'un tiers environ plus long que large, muni à l'extrémité, du côté externe, d'une apophyse noire, dirigée obliquement en dehors, divisée en deux branches subégales, dirigées en avant, arquées à l'extrémité, subaiguës, dont l'externe est dentée sur son bord interne. Tarse deux fois plus long que large, terminé en rostre trois fois environ plus court que l'article et obtus. Bulbe subovale, présentant vers le milieu, du côté externe, un processus détaché, grêle, droit, dirigé obliquement en bas et du côté interne. Le bulbe est pourvu à l'extrémité de trois apophyses: l'apophyse apicale interne (stylus) est courte, grêle, arquée en dehors, la médiane est large, dilatée en avant avec l'angle externe prolongé en pointe arquée en dehors, son extrémité étant opposée à celle d'une apophyse externe plus petite, aiguë. L'apophyse médiane du bulbe et les apophyses apicales sont surtout visibles de profil (fig. 28 A).

Longueur totale, 12^{mm},5; longueur du céphalothorax, 7^{mm}. Tibia I = 5^{mm}.

Habitat: Garamba (♂ ♀, types, III), Medje (♂, VI).

S. longicaudata est très voisin de *S. russula* Simon 1885[1]; mais, chez cette espèce, la région postérieure de l'épigyne est triangulaire et l'article apical des filières supérieures est relativement plus court.

Le genre *Syrisca* est représenté en Afrique par six espèces: *S. arabs* Simon 1906 (Gondokoro), *S.* (?) *drassiformis* Strand 1906 (Ethiopie), *S. longicaudata* n. sp., *S. pictilis* Simon 1885 (Sénégal), *S. russula* et *S. vittata* Simon 1885 (Abyssinie).

[1] Cf. SIMON 1885, p. 375.

D'après SIMON (1892-1903, vol. 2, p. 129, note 1), c'est sans doute au genre *Syrisca* que doit être rapporté *Tegenaria senegalensis* Walckenaer 1837 du Sénégal [1].

Genre CASTIANEIRA Keyserling 1879.

1. *Castianeira* (?) *kibonotensis* Lessert 1921.

C. (?) *kibonotensis*. DE LESSERT 1921, p. 426, fig. 62 à 65.

Habitat: Faradje (1 ♂, I).
Décrit du Kilimandjaro.

Genre MERENIUS Simon 1909.

1. *Merenius proximus* n. sp.

(Fig. 29.)

♀: Céphalothorax brun-rouge, légèrement éclairci au milieu. Chélicères brun-rouge foncé. Pièces buccales, sternum brun clair. Pattes-mâchoires fauves, avec les fémurs obscurcis. Pattes fauve-olivâtre, avec les fémurs I et II presque entièrement noirâtres, les fémurs postérieurs indistinctement annelés de noir. Abdomen noir, scutum et région épigastrique brun foncé. Filières brun clair.

Céphalothorax et pattes couverts de poils plumeux espacés blancs. Abdomen présentant de rares poils noirs et blancs plumeux, les poils blancs formant une touffe dense au-dessus des filières.

Céphalothorax (fig. 29 A) ovale allongé, d'un tiers plus long ($2^{mm},3$) que large ($1^{mm},6$), chagriné. Vu de profil, le céphalothorax est presque plan en dessus, avec la région frontale proclive.

Yeux des deux lignes subégaux. Yeux antérieurs, vus par devant, en ligne faiblement procurvée (une ligne tangente au bord inférieur des médians passerait vers le centre des latéraux), les médians deux fois plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal environ à leur diamètre. Yeux postérieurs en ligne faiblement recurvée (une ligne tangente au bord postérieur des médians passerait vers le centre des latéraux), les médians d'un tiers plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle deux fois environ plus grand que leur diamètre. Yeux

[1] Cf. WALCKENAER et GERVAIS 1837-47, Vol. 2, p. 12.

médians des deux lignes (vus par dessus), disposés en trapèze d'un tiers plus étroit en avant qu'en arrière, un peu plus large en arrière que long.

Bandeau vertical, un peu plus de deux fois plus long que le diamètre des yeux antérieurs.

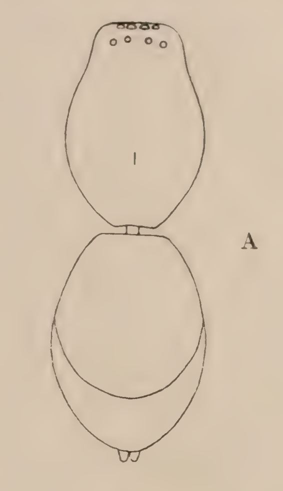
Chélicères verticales, leur marge inférieure pourvue de deux dents. Sternum chagriné, un peu plus long que large.

Tibias I munis en dessous de 3-2 épines, sans épines latérales.

Protarses I pourvus de 2-2 épines inférieures, sans épines latérales.

Abdomen (fig. 29 A) ovale, cuirassé en dessus d'un scutum ovale, chagriné, recouvrant presque les trois quarts de la surface.

Région épigastrique (fig. 29 B) indurée, chagrinée. Epigyne (fig. 29 B)[1] orné en avant de deux taches brun-noir, arrondies, accolées; en arrière de ces taches, deux pièces incurvées entourant une plagule cordiforme; près du bord externe des pièces incurvées, deux fossettes rondes. A sec, ces fossettes sont séparées par un intervalle trois fois environ plus grand que leur diamètre.



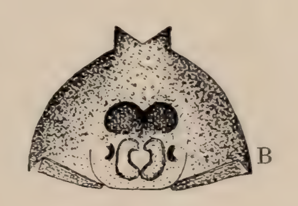


FIG. 29.
Merenius proximus n. sp. ♀.
A. = Corps vu par dessus.
B. = Epigyne (sous liquide).

Longueur totale, 5^{mm},1; longueur du céphalothorax, 2^{mm},3. Tibia I = 0^{mm},9. Patella + tibia IV = 1^{mm},5.

Habitat: Faradje (1 ♀, type, I).

Merenius proximus est très voisin de *M. tenuiculus* Simon 1909, dont il diffère par les yeux subégaux, le céphalothorax presque plan en dessus, la coloration des pattes. *M. proximus* se différencie de *M. simoni* Lessert 1921 du Kilimandjaro par sa livrée, son corps moins allongé, sa taille plus petite, et de *M. alberti* Lessert 1923 du Natal, par son céphalothorax plus large, le scutum abdominal plus grand, la taille plus petite, etc.

[1] Les épigynes des *M. proximus*, *simoni* et *alberti* sont très semblables.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1825. AUDOUIN, V. *Explication sommaire des Planches d'Arachnides de l'Egypte et de la Syrie*, etc. Ex: *Description de l'Egypte*, etc. Histoire naturelle, Vol. 1, pp. 99-186, pl. 1-9. Paris, 4° avec atlas f° (1809).

1827. — *Id.*, 2me éd., Vol. 22, pp. 291-430. Paris, 8°.

1920. BERLAND, L. *Araneae* (P. 2). Ex: *Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912). Résultats scientifiques. Arachnida* (IV), pp. 97-180, fig. 113-225.

1922. — *Araignées*. Ex: *Voyage de M. le Baron Maurice de Rothschild en Ethiopie et en Afrique orientale anglaise (1904-1905)*, pp. 43-90, 27 fig. et 5 pls. Paris.

1876. CAMBRIDGE, O.-P. *Catalogue of a Collection of Spiders made in Egypt, with Descriptions of new Species and Characters of a new Genus*. Proc. zool. Soc. London, 1876, pp. 541-630, pl. 58-60.

1898. — *Arachnida* (IV). Ex: DIXEY, F. A., MALCOLM BURR et CAMBRIDGE, O. P., *On a Collection of Insects and Arachnids made by Mr. E. N. Bennett in Socotra, with Descriptions of new Species*. Proc. zool. Soc. London, 1898, p. 387-391, pl. 31.

1897-1905. — CAMBRIDGE, F. O. P. *Arachnida, Araneidea and Opiliones*, Vol. 2. Ex: *Biologia centrali-americana*. London, 4°.

1898. — *On the Cteniform Spiders of Africa, Arabia and Syria*. Proc. zool. Soc. London, 1898, pp. 13-32, pl. 3 et 4.

1902. — *On the Spiders of the Genus Latrodectus, Walckenaer*. Proc. zool. Soc. London, 1902, pp. 247-261, pl. 26 et 27.

1920. DALMAS (Cte de). *Monographie des Araignées de la section des Pterotricha*. Ann. Soc. ent. France, Vol. 89, pp. 233-328, fig. 1-133.

1912. DES ARTS, L. *Zusammenstellung der Afrikanischen Arten der Gattung Ctenus*. Mitt. naturh. Mus. Hamburg. (2 Beiheft Jahrb. Hamb. wiss. Anst.), Jhrg. 29, pp. 183-218, pl. 1-3.

1926. FAGE, L. *Note sur quelques Araignées de Madagascar, nouvelles ou peu connues, et sur leur curieuse industrie*. Arch. Zool. exp., Vol. 65. Notes et Revue, N° 1, pp. 5-21.

1916. HEWITT, J. *Descriptions of New South African Spiders*. Ann. Transvaal Museum, Vol. 5, pp. 180-213, pl. 26, 27 et fig.

1912-14. JÄRVI, T. H. *Das Vaginalsystem der Sparassiden, eine morphologische, systematische und zoogeographische Studie über eine Spinnenfamilie*. Ann. Acad. Sc. fennicae (A), Vol. 4, pp. 1-235, pl. 1-11, 93 fig.

1878. KARSCH, F. *Ueber einige von Herrn J. M. Hildebrandt im Zanzibargebiete erbeutete Arachniden*. Zeitsch. ges. Naturw. (3), Bd. 3 [51], pp. 311-322, pl. 8.

1879. — *Westafrikanische Arachniden, gesammelt von Herrn Stabsarzt Dr. Falkenstein.* Zeitsch. ges. Naturw. (3), Bd. 4 (52), pp. 329-373, fig.

1875. Koch, L. *Aegyptische und Abyssinische Arachniden gesammelt von Herrn C. Jickeli, beschrieben und abgebildet von Dr L. Koch.* Nürnberg, 4°.

1899. Kulczynski, Vl. *Arachnoidea opera Rev. E. Schmitz collecta in insulis maderianis et in insulis Selvages dictis.* Dissert. math. et phys. Acad. Litt. Cracoviensis, Vol. 36, pp. 320-461, pl. 6-9.

1905. — *Fragmenta arachnologica* (III). VI. *De Episinis. Annotatio altera.* Bull. Acad. Sc. Cracovie, Cl. Sc. math. et nat., 1905, pp. 430-440, pl. 11.

1915. Lessert (de), R. *Arachnides de l'Ouganda et de l'Afrique orientale allemande.* Ex: *Voyage du Dr J. Carl dans la région des Lacs de l'Afrique centrale.* Rev. suisse Zool., Vol. 23, pp. 1-89, pl. 1-3, 1 fig.

1921. — *Araignées du Kilimandjaro et du Mérou.* IV. *Clubionidae.* Ex: *Résultats scientifiques de la mission zoologique suédoise au Kilimandjaro, au Mérou, etc. (1905-1906), sous la direction du Prof. Dr Yngve Sjöstedt.* Rev. suisse Zool., Vol. 28, pp. 381-442, 80 fig.

1846. Lucas, H. *Histoire naturelle des animaux articulés.* P. 1. *Crustacés, Arachnides, Myriapodes et Hexapodes.* Ex: *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842, publiée par ordre du gouvernement et avec le concours d'une commission académique.* Sciences physiques. Zoologie I. 1 Vol. avec atlas. Paris, 4°.

1893. Marx, G. *On a new genus and some new species of Araneae from the west coast of Africa collected by the U. S. Steamer enterprise.* Ex: *Scientific Results of the U. S. Eclipse Expedition to West Africa, 1889-1890. Report upon the Insecta, Arachnida and Myriopoda by C. V. Riley.* Proc. U. S. nat. Museum, Vol. 16, pp. 587-590, pl. 70.

1895. Pavesi, P. *Aracnidi* (XVIII). Ex: *Esplorazione del Giuba e dei suoi affluenti compiuta dal Cap. V. Bottego durante gli anni 1892-1893 sotto gli auspicii della societa geografica italiana. Risultati zoologici.* Ann. Mus. civ. Genova, (2) Vol. 15 [35], pp. 491-537.

1898. Pocock, R. I. *Descriptions of three new Species of Spiders of the Genus Selenops, Latr.* Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 2, pp. 348-351, fig.

1899. — *On the Scorpions, Pedipalps and Spiders from Tropical West Africa represented in the Collection of the British Museum.* Proc. zool. Soc. London, 1899, pp. 833-885, pl. 55-58.

1900. — *Some new Arachnida from Cape Colony.* Ann. Mag. nat. Hist. (7), vol. 6, pp. 316-333.

1902. — *Descriptions of some new Species of African Solifugae and Araneae.* Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 10, pp. 6-27, pl. 2 et 3.
1903. — *Some new Spiders from the Camaroons collected by Mr G. L. Bates.* Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 11, pp. 258-264.
1876. Simon, E. *Etude sur les Arachnides du Congo.* Bull. Soc. zool. France, Vol. 1, pp. 12-15, 216-224.
1880. — *Révision de la famille des Sparassidae (Arachnides).* Actes Soc. linn. Bordeaux (5), Vol. 4 [34], pp. 223-351.
1885. — *Etudes arachnologiques*, 18me mém. XXVI. *Matériaux pour servir à la faune des Arachnides du Sénégal.* Appendice: *Descriptions de plusieurs espèces africaines nouvelles.* Ann. Soc. ent. France, (6) Vol. 5 (1886), pp. 345-396.
1887. — *Etudes arachnologiques*, 19me mém. XXVII. *Arachnides recueillis à Assinie (Afrique occidentale) par MM. M. Chaper et C. Alluaud.* Ann. Soc. ent. France, (6), Vol. 7, pp. 261-276.
1892-1903. — *Histoire naturelle des Araignées.* 2me éd. Paris, 8° (Vol. 1, 1892-1895; Vol. 2, 1897-1903).
1893. — *Etudes arachnologiques*, 25me mém. XL. *Descriptions d'espèces et de genres nouveaux de l'ordre des Araneae.* Ann. Soc. ent. France, Vol. 62, pp. 299-330, pl. 7.
1897. — *Descriptions d'Arachnides nouveaux.* Ann. Soc. ent. Belgique, Vol. 41, pp. 8-17.
1903. — *Arachnides de la Guinée espagnole.* Mém. Soc. esp. Hist. nat., Vol. 1, 1903-1910, pp. 65-124.
1906. — *Araneida* (VII). Ex: *Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treitl unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr F. Werners nach dem ägyptischen Sudan und Nord-Uganda.* Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 115, pp. 1159-1176.
1907. — *Arachnides recueillis par L. Fea sur la côte occidentale d'Afrique* (P. 1). Ann. Mus. civ. Genova, (3) Vol. 3 [43], pp. 218-323, fig.
1909. — *Arachnides recueillis par L. Fea sur la côte occidentale d'Afrique* (P. 2). Ann. Mus. civ. Genova, (3) Vol. 4 [44] (1908-10), pp. 335-499, fig.
1909^a. — *Arachnides* (P. 1). Ex: *Voyage de M. Maurice de Rothschild en Ethiopie et dans l'Afrique orientale anglaise (1904-1906).* Ann. Soc. ent. Belgique, Vol. 53, pp. 29-43.
1914. — *Les Arachnides de France*, Vol. 6, (P. 1). Paris, 8°.
1908. Strand, E. *Verzeichnis der von Oscar Neumann in Süd-Aethiopien gesammelten Spinnen.* Arch. Naturg., Jhg. 74, Bd. 1, Hft. 1, pp. 13-66, pl. 2, fig. 1-27.
1913. — *Arachnida* (I). Ex: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908, unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg*, Bd. IV, Zoologie II, Lief 11, pp. 325-474. Leipzig, 8°.
1916. — *Zentralafrikanische Clubioniden.* Ex: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908*

unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg. Arch. Naturg., Jhrg. 81, (1915), Abt. A, Hft. 11, pp. 79-98.
1920. TUCKER, R. W. E. *Contributions to the South African Arachnid Fauna* (II). *On some new South African Spiders of the Families Barychelidae, Dipluridae, Eresidae, Zodariidae, Hersiliidae, Urocteidae, Clubionidae.* Ann. South African Museum, Vol. 17 [1917-1920], (P. 5), pp. 439-488, pl. 28 et 29.
1923. — *The Drassidae of South Africa (Arachnida).* Ann. South African Museum, Vol. 19, (P. 2), pp. 251-437, pl. 8 à 11.
1910. TULLGREN, A. *Araneae* (6). Ex: *Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaisteppen Deutsch-Ostafrikas 1905-1906 unter Leitung von Prof. D*r *Yngve Sjöstedt*, Bd. 3, Abt. 20, *Arachnoidea*, pp. 85-172, pl. 1-4. Stockholm, 4°.
1837-47. WALCKENAER (le Baron) et GERVAIS, P. *Histoire naturelle des Insectes. Aptères.* 4 Vol. avec atlas. Paris, 8°. (Vol. 1 et 2, 1837; Vol. 3, 1844; Vol. 4, 1847.)

BULLETIN-ANNEXE
DE LA
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
(TOME 36)

Mai | 1929 | N° 1

Procès-verbal de l'Assemblée générale
de la
Société zoologique suisse
tenue à l'Institut zoologique de l'Université de Genève
les 16 et 17 mars 1929
sous la présidence de
M. le Prof. Dr E. GUYÉNOT

Samedi 16 mars 1929
SÉANCE ADMINISTRATIVE
à 18 heures.

1. Rapport du Président sur l'activité de la Société zoologique suisse pendant l'année 1928-1929.

Après avoir adressé un cordial salut de bienvenue à tous les membres présents, le Président fait connaître que le Vice-Président, Dr J. Carl, retenu par un deuil cruel, ne peut assister à la réunion; M. le Dr Revilliod a bien voulu accepter de le remplacer.

a) Au cours de la réunion annuelle, à Lausanne, de la Société helvétique des Sciences naturelles, les sections réunies de Zoologie et d'Entomologie ont tenu deux séances, les 31 août et 1er septembre 1928: 8 communications ont été présentées par MM. H. Blanc, W. Schmassmann, A. Naville, R. Stæger, E. Guyénot et A. Naville, E. Bugnion, Th. Staub. Ces séances, suivies par de nombreux membres, ont témoigné de l'heureuse activité de la Société (Voir *Actes* de la S.H.S.N. Lausanne, p. 85).

b) Comme les années précédentes, le Conseil fédéral a bien voulu accorder à la *Revue suisse de Zoologie* une subvention de 2500 francs; celle-ci a été versée à la *Revue* par les soins de la Société zoologique suisse. Que le Conseil fédéral et le Département de l'Intérieur trouvent ici nos chaleureux remerciements pour une subvention dont la nécessité se fait si vivement sentir.

Sous l'impulsion du Dr Revilliod, le distingué successeur de M. Bedot à la Direction de la *Revue*, avec le concours de MM. Dr J. Carl et Dr R. de Lessert, la *Revue suisse de Zoologie* a continué à publier de nombreux travaux. Le tome 35 comprend 505 pages, 22 mémoires, 4 planches et de nombreuses figures dans le texte. A signaler, en particulier, la notice consacrée par le Dr Revilliod à l'œuvre scientifique du regretté fondateur de la *Revue*, M. Bedot.

Le *Bulletin-annexe*, publié en juin 1928 et comprenant 15 pages, donne le compte rendu de l'Assemblée annuelle, tenue à Fribourg en mars 1928, ainsi que la liste des membres de la Société. Les travaux présentés à cette réunion ont été également publiés dans le fascicule 2. Ces mémoires, au nombre de 9, occupent 88 pages de la *Revue*, ce qui permet de juger des services éminents rendus par cet organe à la Société zoologique suisse.

c) Grâce à la libéralité du Conseil fédéral et du Département de l'Intérieur, les zoologistes suisses ont pu disposer à nouveau, en 1928, des tables de travail qui leur sont réservées à la Station zoologique de Naples et à la Station biologique de Roscoff. Ont travaillé à Roscoff, MM. Bovey et Altlier (juillet-août) et Winterhalter (août-octobre). La Station de Naples a été utilisée par MM. Næf (juin-juillet), Baltzer (juillet-août) et Loosli (juillet-octobre), ainsi que par M. Fyg.

M. le professeur H. Blanc, Président de la Commission fédérale des stations de Naples et de Roscoff, ayant donné sa démission, M. le professeur Zschokke a été nommé président et M. le professeur Fuhrmann membre de cette Commission.

d) Plusieurs membres ont continué avec succès leurs recherches dans le *Parc national suisse*. On en trouvera le compte rendu dans les *Actes* de la S.H.S.N., session de Lausanne, pages 73-74. A signaler les travaux de MM. Barbey, Keiser, Pictet, Thomann, Vetterli et Carl. Le Dr Bigler a fait paraître « *Die Diplopodenfauna des schweizerischen Nationalparks* », constituant le 5me fascicule des

Résultats des recherches scientifiques entreprises au Parc national suisse, publiés par la Commission de la S. H. N. S. pour études scientifiques au Parc national.

e) La liste des membres de la Société n'a subi que peu de changements. Nous avons à déplorer la mort de notre regrettée collègue, M[lle] D[r] M. Daiber, qui fut pendant longtemps la collaboratrice du professeur Lang, comme assistante puis prosecteur à l'Institut de Zoologie. En reconnaissance des services éminents qu'elle avait rendus pendant près de 20 années, l'Université de Zürich lui décerna, en 1922, le titre de Professeur. Elle avait entrepris de terminer le livre de A. Lang: *Handbuch über die Vererbungsforschungen in der Zoologie*, mais la maladie l'emporta avant qu'elle ait pu achever cette tâche gigantesque. Tous ceux qui ont connu M[lle] M. Daiber regrettent vivement la disparition de cette collègue aimable et modeste, mais d'une grande valeur scientifique, que nous nous plaisions à rencontrer dans nos réunions.

2. Rapport du Trésorier et des Commissaires-vérificateurs.

M. R. de Lessert donne lecture du rapport financier pour l'exercice 1928 :

	Recettes	*Dépenses*
Solde 1927	Fr. 1.188,69	
Cotisations 1928	» 828,50	
Vente volume Congrès	» 26,—	
Intérêts sur titres	» 229,30	
Remboursement 1 obligation	» 10,70	
Subvention fédérale à la *Revue Suisse de Zoologie* par l'intermédiaire de la S.H.S.N.	» 2.500,—	
Frais généraux		Fr. 953,10
Subvention fédérale remise au directeur de la *Revue Suisse de Zoologie* . .		» 2.500,—
Subvention *Revue Suisse de Zoologie* .		» 300,—
Solde à nouveau		» 1.030,09
Somme égale:	Fr. 4.783,19	Fr. 4.783,19

Le Président donne lecture du rapport de MM. E. André et W. Morton, Commissaires-vérificateurs des comptes, qui ont trouvé en ordre parfait la comptabilité de la Société. Ces deux rapports sont adoptés à l'unanimité par l'Assemblée. Des remerciements sont adressés aux auteurs de ces rapports, qui ont eu le dévouement d'accepter une tâche ingrate.

3. Réception de nouveaux membres.

Deux candidats ont adressé une demande en vue de devenir membres de la Société et sont élus à l'unanimité: ce sont MM. Dr R. Matthey, assistant à l'Institut de Zoologie, Université de Genève et M. J. Perrot, licencié ès sciences, Genève.

4. Election du Comité pour 1929-1930.

La prochaine Assemblée générale aura lieu à Zürich. Sont élus:

Président: M. le Prof. Dr J. Strohl.
Vice-président: M. le Prof. Dr O. Schneider-Orelli.
Secrétaire: M. le Dr H. Steiner.
Tous trois à Zürich.
Trésorier et Secrétaire général: M. le Dr de Lessert (Buchillon, Vaud) qui veut bien accepter de remplir à nouveau ces fonctions.

MM. Prof. E. André de Genève et W. Morton de Lausanne sont nommés, de même, Commissaires-vérificateurs des comptes.

Samedi 16 mars 1929

SÉANCE SCIENTIFIQUE

à 18 heures 30.

Prof. Dr L. Cuénot (Nancy): *Quelques questions de Biologie générale.*

A 20 heures, les membres de la Société se réunissent pour un diner en commun au Restaurant Besson. Le Gouvernement du

Canton de Genève et les Autorités municipales de la Ville de Genève, grâce au bienveillant concours desquels le Comité annuel avait pu organiser cette réception, étaient représentés par M. le Conseiller d'Etat Turrettini et par M. le Conseiller administratif Pons. Le Comité adresse ses vifs remerciements à l'Etat et à la Ville de Genève ainsi qu'à leurs éminents représentants qui ont bien voulu faire à notre Société l'honneur d'assister à cette réunion.

Dimanche 17 mars 1929

SÉANCE SCIENTIFIQUE

33 membres sont présents.

1. F. E. Lehmann. *Die Regulationsfähigkeit des Anlagenmusters beim Tritonkeim.*

2. G. Fankhauser. *Ueber Beteiligung kernloser Strahlungen (« Cytaster ») an der Furchung geschnürter Triton-Eier.*

3. A. Gandolfi Hornyold. *L'âge de quelques Anguilles du Haut Rhin.*

4. A. Gandolfi Hornyold. *Les otolithes de quelques Anguilles du Haut Rhin.*

5. Ad. Portmann. *Die Dotterresorption des Cephalopodenembryos und die Funktion der embryonalen Leber.*

Collation et rafraîchissements; démonstration de préparations microscopiques par MM. Fankhauser et Portmann.

6. W. Schopfer. *Le liquide de cysticerque considéré comme dialysat.*

7. A. Pictet. *Sur les degrés de fertilité dans la descendance d'un croisement interspécifique de Cobayes.*

8. A. Gandolfi Hornyold. *Une nouvelle méthode pour marquer l'Anguille.*

9. A. Naville. *Les rayons mitogénétiques: exposé de quelques résultats.*

10. L. Baier et H. Erhard. *Uber die Hörfähigkeit der Kohl weisslingraupe (Pieris brassicae).* (Communication adressée, mais non présentée).

13 heures: Déjeûner au Restaurant de l'Arquebuse.

Après-midi: Visite du Muséum d'Histoire naturelle, de la Station de Zoologie expérimentale.

15 heures: A. Pictet et Mlle A. Ferrero. *Présentation des types de ségrégation issus d'un croisement interspécifique de Cobayes* (Station de Zoologie expérimentale).

Le Comité annuel:

Prof. Dr E. Guyénot
Président

Dr J. Carl
Vice-Président,

Dr A. Naville
Secrétaire.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

(16 Mars 1929)

Président d'honneur:

Blanc, H., Prof., Dr. Avenue des Alpes 36, Lausanne.

A. Membres à vie.

Gandolfi Hornyold (de), Prof. Dr, Museo Naval, San Sebastian (Espagne).
Janicki, C., Prof., Dr, Institut de Zoologie, Varsovie (Pologne).
*Wilhelmi, J., Prof., Dr, Landesanstalt für Wasserhygiene, Berlin-Dahlem.

B. Membres ordinaires.

André, E., Prof., Dr, Délices 10, Genève.
Baer, J.-G., Dr, Quai St-Michel, 9, Paris. (p. a. M. Rothen, Quai des Eaux-Vives. 12, Genève.
Baltzer, F., Prof., Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
Barbey, Aug., Dr, Expert-Forestier, Montcherand s/Orbe.
*Baudin, L., Dr, Villa du Mont-Tendre, Route du Mont, Lausanne.
Baumann, F., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Bern.
Baumeister, L., Dr, Strassburgerallee 15, Basel.
*Beaumont (de) J., Laboratoire de Zoologie, Genève.
Béguin, F., Dr, Directeur de l'Ecole normale, Neuchâtel.
*Bigler, W., Dr, Gundeldingerstrasse 147, Basel.
*Bischler, V., Mlle, Dr., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Bloch, J., Prof., Dr, Burgunderstr. 331, Solothurn.
Blome, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
*Bollinger, Dr, G., Lehrer, Aescherstr. 21, Basel.
Bosshard, H., Prof., Dr, Weinbergstrasse 160, Zürich 6.
*Bovet, D., Laboratoire de Zoologie, Genève.
Bretscher, K., Dr, Weinbergstrasse 146, Zürich 6.
Büchi, Othmar, Prof., Dr, Fribourg-Pérolles.
*Bugnion, Ed., Prof., Dr, Villa La Luciole, Aix-en-Provence (France).

Burckhardt, Gottl., Dr. Hirzbodenweg 98, Basel.
Carl, J., Dr. Priv.-Doc., Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Cluj (Roumanie) (p. a. 21 Augustinergasse, Basel).
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, Fribourg.
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, St. Nicolas, 6, Neuchâtel.
Dohrn, R., Prof., Dr, Via Crispi, 92, Naples (Italie).
*Donatsch, Franz, St. Moritz, Graubünden.
*Du Bois, Anne-Marie, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Du Bois, G., Laboratoire de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Universität, Bern.
Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Engel, A., Champ-fleuri, Lausanne.
*Erhard, H., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Freiburg.
Escher-Kündig, J., Dr, Gotthardstrasse 35, Zürich 2.
Faës, H., Dr, Petit-Montriond, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Zoolog. Institut, Bern.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, Imp. Bureau for Entomol., British Museum, Queensgate, 41, Londres S. W.
Forcart, L., cand. phil., St. Jakobstrasse 6, Basel.
Forel, Aug., Prof., Dr, Yvorne (Vaud).
Fuhrmann, O., Prof., Dr, Université, Neuchâtel.
*Fyg, W., stud. phil., Seefeld, Thun.
Geigy, R., cand. phil., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Gisi, Julie, Fräul., Dr, Lehrerin a. d. Töchterschule, Eulerstr., 55, Basel.
Guyénot, E., Prof., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Geneve.
Haberbosch, P., Dr, Bezirkslehrer, Baden.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau, Dr, Chur.
Handschin, Ed., Prof., Dr, Gundeldingerstrasse 73, Basel.
Helbing, H., Dr, Sek.-Lehrer, Friedensgasse 33, Basel.
Hescheler, K., Prof., Dr, Zool. Inst., Universität, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Parc 26, La Chaux-de-Fonds.
*Hoffmann, K., Dr med., Albananlage 27, Basel.
*Huber, O., Dr, Palmenstrasse 26, Basel.
Keiser, Fred, Dr, Zoolog. Institut, Basel.
Keller, H., Lehrer, Pratteln.
Knopfli, W., Dr, Stauffacherstr. 9, Zürich.
Kuenzi, W., Dr, Naturhistorisches Museum, Bern.
Küpfer, Max, Prof., Dr, Klausstrasse 20, Zürich 8.
Lagotala, H., Prof., Dr, Rue de Candolle, 16, Genève.
*Landau, E., Prof., Dr, Universität, Kowno (Litauen).
*La Roche, R., Dr, Rheinfelden.
Lebedinsky, N. G., Prof., Dr, Institut de Zoologie, Albertstrasse 10, Université, Riga.

*Lehmann, F., D^r, Zool. Institut, Freiburg im Breisgau.
Lessert (de), R., D^r, Buchillon (Vaud).
Leuenberger, F., D^r, Marzilistrasse, Bern.
Leuzinger, H., D^r, Châteauneuf près Sion (Valais).
Linder, C., Prof., D^r, Caroline 5*b*, Lausanne.
Matthey, R., D^r, Institut de Zool., Université, Genève.
*Mauvais, G., Lab. de Zool. de l'Université de Neuchâtel.
Menzel, Richard, D^r, Versuchsanst für Obst- und Weinbau, Wädenswil.
*Menzi, J., D^r, Wiedingstrasse 44, Zurich 3.
Mermod, G., D^r, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Michel, F., cand. phil., Freiestrasse 51, Bern.
Monard, A., Prof., D^r, La Chaux-de-Fonds.
*Montet, Gabrielle, Mlle, D^r, La Tour-de-Peilz, Vevey (Vaud).
Morgenthaler, O., D^r, Bern-Liebefeld.
Morton, W., Vieux-Collonges, Lausanne.
Müller, R., D^r, Lehrer, Villettenstrasse 20^a, Muri bei Bern.
Murisier, P., D^r, Lab. de Zool. de l'Université, Lausanne.
Naef, A., Prof., D^r, Inst. de Zool. Université Abassia, Le Caire. (p. a. Streulistrasse, 5, Zurich 7).
*Naville, A., D^r, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Neeracher, F., D^r, Florastrasse, 6, Basel.
Noll-Tobler, H., D^r, Glarisegg bei Steckborn.
*Perret, E., D^r, La Chaux-de-Fonds.
*Perrot, J.-L., Lic. ès Sc., Lab. de Zool., Université, Genève.
Peyer, Bernh., Prof., D^r, Gloriastrasse 72, Zürich 7.
Pictet, Arnold, D^r, Priv.-Doc., route de Lausanne 102, Genève.
*Piguet, E., Prof., D^r, rue de la Serre, Neuchâtel.
*Piquet, J., Mlle, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Pittet, Léon, D^r méd., La Chassotte près Fribourg.
*Ponse, Kitty, Mlle, D^r, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Portmann, Ad., D^r, Zool. Inst., Universität, Basel.
*Reichel, M., Zool. Inst., Universität, Neuchâtel.
Reichensperger, Aug., Prof., D^r, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
Reverdin, L., D^r, Assistant, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Revilliod, Pierre, D^r, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ris, F., D^r, Direktor, Rheinau (Zürich).
Robert, Henri, D^r, Glion (Vaud).
*Rosen, F., D^r, rue Blaise-Degoffe, 6, Paris.
Rothenbühler, H., D^r, Gymn.-Lehrer, Thunstrasse 53, Bern.
Roux, Jean, D^r, Naturhist. Museum, Basel.
Rubeli, O., Prof., D^r, Alpeneckstrasse 7, Bern.
*Rüttimann, Max, rue de l'Hôpital, 2, Neuchâtel.
Sarasin, Fritz, D^r, Spitalstrasse 22, Basel.
†Sarasin, Paul, D^r, Spitalstrasse 22, Basel.

Schäppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
Schaub, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.
*Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. techn. Hochschule, Zürich.
Schopfer, W. H., Prof. Dr, rue Pierre-Fatio, 12, Genève.
Schotté, O., Zool. Inst. Universität, Freiburg-i.-Br.
*Schraner, Ernst, Dr, Tillierstrasse 50, Bern.
*Schreyer, O., Dr, Kasernenstrasse 50, Bern.
Schulthess-Schindler (v.), A., Dr, Wasserwerkstr. 53, Zürich 6..
Schweizer, J., Dr, Lehrer, Birsfelden (Baselland).
*Seiler-Neuenschwander, J., Prof., Dr, Oberdiessbach, Bern.
*Smith, J., Rev., Delsbergerallee 27, Basel.
*Stauffacher, H., Prof., Dr, Frauenfeld.
Steck, Theodor, Dr, gewes. Stadtbibliothekar, Bern.
Stehlin, H. G., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., Priv.-Doc., Dr, Bureau of Plant Industry, Agricultural Department, Washington.
Steiner, H., Dr, Bolleystrasse 40, Zürich 6.
Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stingelin, Theodor, Dr, Bez.-Lehrer, Olten.
Stohler, R., Dr, The George William Hooper Foundation for medical Research, University of California, San Francisco, U.S.A.
Strohl, J., Prof., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
Surbeck, G., Dr, Schweiz. Fischereiinspektor, Wabernstr. 14, Bern.
Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.
Thiébaud, M., Prof., Dr, Faub. du Lac 14a, Bienne.
*Vallette, M., Mlle, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Vonwiller, P., Dr, Prosektor a. d Anatomie, Zürich 7.
Walter, Ch., Dr, Lehrer, Wenkenhaldenweg, 5, Riehen/Basel.
Weber, H., Dr, Promenadenstrasse, 25, Schaffhausen.
Weber, Maurice, Dr, Trois Rods s. Boudry (Neuchâtel).
Welti, E., Mme, Dr, Pressy s/Vandœuvres, Genève.
Werder, O., Zool. Institut, Basel.
Wettstein, E., Prof., Dr, Attenhoferstrasse 34, Zürich 7.
*Wiesmann, R., Dr, Hirslanderstrasse, 20, Zurich 7.
Witschi, E., Dr, Zool. Department State University, Jowa City, Jowa, U. S. A.
Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Basel-Land).
Zschokke, F., Prof., Dr, Universität, Basel.

Les membres dont le nom est précédé d'un *, ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général.

Tome 36, nº 5. — Mai 1929.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

L'origine des espèces et le mutationnisme[1]

par

L. CUÉNOT

Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.

La question de l'espèce, comme beaucoup d'autres, a notablement changé d'aspect depuis l'avènement du mendélisme; sans avoir la prétention de dire des choses très nouvelles, peut-être n'est-il pas inutile de l'exposer telle qu'elle se présente aujourd'hui.

A en juger par l'usage courant du terme par les chasseurs, les pêcheurs, les naturalistes, quelqu'un d'étranger aux sciences biologiques ne peut manquer de croire que l'espèce est une entité solide, dont il est aisé de préciser le sens et les limites; on a pensé pendant longtemps, en effet, et encore aujourd'hui, que l'espèce peut être définie: *collection d'individus assez semblables entre eux pour qu'il soit raisonnable de les croire descendus d'un couple ou d'un ancêtre commun, féconds entre eux et à produits indéfiniment féconds, et infertiles avec les espèces voisines*, ce qui assure la perpétuité et la fixité de la collection.

Cette définition ne peut naturellement pas s'appliquer, en ce qui concerne l'isolement sexuel, aux exemplaires morts que l'on a le plus souvent à déterminer, mais il était admis que l'existence d'intermédiaires, observée dans la nature, permettait d'affirmer l'interfécondité entre deux formes: ainsi les deux Corneilles d'Europe *(Corvus corone* et *cornix)*, dans leur aire commune de distribution dans l'Europe centrale, présentent d'incontestables hybrides; elles doivent donc, par définition, former une espèce unique, en dépit de leurs différences morphologiques. Mais, à mesure que s'accumulèrent de nouveaux documents, surtout expérimentaux,

[1] Résumé de la conférence faite à la Société zoologique suisse dans la séance du 16 mars 1929.

de graves difficultés apparurent: 1° il y a souvent absence de parallélisme entre les différences morphologiques et les sexuelles (le Poirier et le Pommier, intimement alliés, sont tout à fait interstériles, tandis que des formes très différentes sont interfécondes, comme les Mufliers étudiés par Baur, *Salix viminalis* et *caprea*, les Canidés du globe); 2° ce qui est plus grave encore, c'est qu'il y a *tous les intermédiaires possibles* entre l'interstérilité absolue et l'interfécondité totale, de sorte qu'il est impossible de tracer une limite. Devant ce complet arbitraire, il faut oublier la vieille définition et rebâtir à neuf.

Or, il y a une unité certaine et rigoureusement définissable, que le mendélisme nous a appris à connaître: c'est l'individu (ou le groupe d'individus) homozygote, dont la descendance est parfaitement homogène *(lignée pure* ou *espèce-unité)*; dans la nature, l'espèce-unité est représentée par les petites espèces, espèces élémentaires ou jordaniennes, plus brièvement les *jordanons*, dont le type est fourni par les 200 formes auto-fécondables, stables et reconnaissables, que A. Jordan a définies en étudiant la petite Crucifère appelée par Linné *Draba verna*. Le problème est donc simple dans le cas de la plante auto-fécondée du type *Draba* et *Chelidonium*, où l'espèce, la lignée pure, le jordanon et le mutant sont une seule et même chose; il est un peu plus complexe chez les animaux où la fécondation n'est réalisée que par le rapprochement de deux individus.

Dans un jardin où vit une population d'*Helix* dont les individus sont très variés d'aspect, il apparaît nettement que la population est constituée par un certain nombre de jordanons, croisés entre eux dans tous les sens, de telle sorte que presque tous les exemplaires sont hétérozygotes; le tout constitue une *espèce collective* ou *linneon*; d'autres colonies, fondées par des jordanons autres, pourront être un peu différentes. Il est évident, sans même avoir recours à des essais de croisements, que l'espèce collective *Helix (Cepaea) nemoralis* est isolée, tant par son habitat que par l'absence d'accouplement, d'une autre espèce collective très voisine, *Cepaea hortensis*, dont elle diffère par de petits traits morphologiques, notamment par la coloration du bord libre du péristome. La tendance de beaucoup de taxinomistes est d'appliquer cette idée très claire de l'espèce collective, qui est évidente dans le cas des populations hétérogènes, au cas des formes alliées mais isolées géographiquement, qu'ils considèrent arbitrairement comme des sous-espèces groupées autour

d'un type central; par exemple la Souris des maisons (*Mus musculus*) est considérée comme le chef de file d'un nombre considérable de sous-espèces dans toutes les régions du globe. Il est aisé de voir que ce concept est tout à fait imaginaire: il y a déjà deux jordanons au moins dans ce que tout le monde appelle une Souris: la Souris grise des maisons, et la Souris des jardins et des champs (*Mus hortulanus*); il est probable qu'elles sont fécondes entre elles, mais elles sont cependant isolées, puisqu'on a pu les reconnaître; qui prouve que notre Souris des maisons est la forme ancestrale ou nodale dont les autres sont dérivées ? Pourquoi séparer de cette espèce collective le *Mus Wagneri*, du sud-est de la Russie et de l'Asie centrale, qui vit aussi dans les maisons, et qui est féconde avec notre Souris ? On échapperait à l'instabilité perpétuelle et aux incertitudes en donnant un nom particulier (binominal) à tout ce qui est isolé, reconnaissable à des caractères propres, morphologiques ou physiologiques, et homogène (*jordanon*), et en réservant le terme d'espèce collective (*linneon*) aux populations évidemment hétérogènes du type *Cepaea*; rien n'empêcherait du reste l'auteur d'un catalogue de ranger dans un même *clan*, autour de l'espèce la plus connue, celles qui lui paraissent affines, ce groupement n'étant fait que pour la commodité et à titre d'hypothèse de filiation. On ne conserverait la lourde nomenclature trinominale que pour les jordanons inclus avec certitude dans les linneons hétérogènes; à la grande rigueur, on pourrait l'utiliser encore pour les colonies isolées qui se rattachent à une espèce collective par presque tous leurs caractères sauf un (par exemple colonie *fuscolabris* d'*Helix hortensis*).

* * *

Le problème de l'origine des espèces est celui de l'origine du jordanon isolé; DARWIN n'en parle pour ainsi dire pas, en dépit du titre de son livre célèbre; personne (sauf LOTSY, et encore d'une façon partielle) n'a donné une théorie solide de la formation naturelle d'un type nouveau. Aussi n'est-ce pas sans quelque raison que les antitransformistes ont fait remarquer qu'en somme on n'avait jamais vu se développer une espèce nouvelle authentique; BATESON, non sans humour, a fait une objection analogue: « ... s'il paraît facile d'imaginer comment l'évolution a procédé de l'Amibe à l'Homme, nous ne pouvons même pas formuler une conjecture plausible au

sujet de l'origine des *Veronica agrestis* et *polita*, soit que l'une provienne de l'autre, soit que ces deux espèces aient eu un ancêtre commun. »

Nous savons que les différences morphologiques entre les linneons, grâce auxquelles on les reconnaît, sont de l'ordre des mutations; le croisement entre espèces fécondes le montre nettement : la première génération est en général plus ou moins intermédiaire entre les parents, sauf quelques caractères oppositifs dominants, tandis que la seconde génération est extrêmement polymorphe (*affolement*, comme disent les horticulteurs), ce que l'on peut raisonnablement interpréter comme le résultat de la disjonction de facteurs multiples et de leurs recombinaisons libres en tous sens. Il paraît bien aussi que l'interstérilité est en rapport avec des facteurs génétiques: les appareils chromosomiens des deux linneons sont devenus trop différents pour se prêter à une collaboration, et les mécanismes délicats des divisions de réduction sont irrémédiablement troublés. Il semble donc qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre le croisement d'un mutant avec sa souche, ou celui d'un linneon avec un autre linneon. Je ne crois pas du tout à des facteurs mystérieux de « spéciation », agissant en dehors et en surplus des facteurs génétiques.

Cependant on ne comprend guère qu'une mutation, en fait d'apparition assez rare, puisse être, surtout chez les formes à deux sexes, fondatrice d'espèce; le mutant se croise infailliblement avec le type non varié, qui devient hétérozygote (*Nemeophila plantaginis*, *Adalia bipunctata*, etc.): comment des mutants mâles et femelles, s'il y en a, arriveraient-ils à se rejoindre, et ce hasard inouï étant admis, comment leurs descendants s'isoleraient-ils de la souche? Je crois effectivement que la mutation morphologique, *à elle seule*, n'est presque jamais fondatrice d'espèce. La solution est ailleurs; sans prétendre épuiser le sujet, j'envisagerai quatre cas:

I. Le jordanon ou espèce élémentaire se fonde et s'isole par une simple mutation, dans le cas des plantes auto-fécondables. Exemple: *Chelidonium laciniatum*, apparu en 1590 dans un jardin d'Heidelberg, où il était sorti de *Ch. majus*; depuis sa naissance, ce jordanon vit et se resème, à côté de *majus*, et a été même plusieurs fois rencontré à l'état sauvage.

II. Le mutant peut se *substituer* à la forme originelle, la faire disparaître au moins localement et constituer ainsi, avec le temps,

un jordanon autonome. On a vu, dans plusieurs localités de Savoie et des Shetland, la *Gentiana campestris* blanche remplacer ainsi la Gentiane pourpre; les mutations noires de la Phalène du Bouleau *(Biston betularia)* remplaçent totalement leur ancêtre blanc dans plusieurs localités d'Angleterre et d'Europe centrale. Quant au mécanisme du remplacement, on a bien entendu invoqué la sélection naturelle; mais cette explication, bonne sans doute dans le cas des Européens blonds à yeux bleus qui sont supplantés dans les régions tropicales par les bruns aux yeux noirs, ne tient pas dans les cas de la Gentiane et de la Phalène qui occupaient la place depuis des centaines d'années. Il est vraisemblable qu'entre en jeu un autre facteur, celui de la reproductivité ou de la fécondité différentielle; par suite des répartitions de perte, sans lutte ni concurrence, une forme plus féconde remplace automatiquement sa parente qui l'est moins.

III. La mutation est simplement physiologique ou psychique, sans aucun retentissement morphologique; elle passe donc inaperçue; c'est une *mutation d'isolement* ou de *ségrégation*, qui sépare automatiquement de la souche les mutants mâles et femelles, par suite d'une affinité différente pour une certaine condition de milieu, température, humidité, salinité, etc., ou pour une plante nourricière nouvelle. Une image grossière de ce qui peut se passer nous est donnée par les « Indiens blancs » des montagnes du Darien: albinos à yeux rouges, chassés par leurs tribus, qui se sont agrégés en une peuplade de quelques centaines d'individus. Des membres d'une même espèce peuvent différer profondément par leurs besoins physiologiques, comme les *Culex pipiens* zoophiles qui ne piquent pas l'Homme, et les anthropophiles qui le recherchent, comme le Tigre de l'Inde, habitant la jungle brûlante, et le Tigre de Mandchourie qui fuit la chaleur.

Sans doute, la plus importante des mutations d'isolement est celle qui porte sur l'appareil génital, avançant ou retardant l'époque de ponte. On connaît en effet un grand nombre d'*espèces jumelles* qui, tout en présentant une très grande ou même une parfaite similitude morphologique, sont absolument séparées, autant que si elles étaient interstériles, par un décalage de l'époque d'accouplement et de ponte: il y a deux Grenouilles vertes dont l'une (en Allemagne centrale) pond au mois de juin, l'autre *(Rana ridibunda*, un peu plus grande) du 1er au 20 mai. La Seiche commune *(Sepia officinalis)* de

la Manche, de la mer du Nord et de l'Atlantique comprend deux formes saisonnières : l'une dont la ponte de gros œufs noirs, accrochés aux lanières de Zostères, a lieu en été, l'animal passant l'automne et l'hiver dans les grands fonds océaniques ; l'autre, au contraire, pond en hiver (la ponte est inconnue) dans les grands fonds et émigre vers le littoral, avec des organes génitaux vidés, en juillet-septembre, pour retourner à l'Océan en octobre-novembre, ce voyage inutile étant sans doute le souvenir de la migration pour pondre qu'effectuaient jadis ses ancêtres. Un petit Calmar atlantique *(Alloteuthis subulata)* présente aussi deux formes saisonnières comme celles de la Seiche, qui pondent dans les eaux littorales à deux époques différentes. Enfin, on peut ranger parmi les espèces jumelles les couples de Corégones des grands lacs *(hiemalis-fera* du Léman, *lavaretus-bezola* du lac du Bourget), dont l'un pond aux bords du lac au début de l'hiver, l'autre sur le fond un ou deux mois après. Il est inutile de dire que ces formes sont en complète amixie par suite du décalage de la maturation des produits sexuels.

IV. Je citerai encore, pour mémoire, la formation d'*espèces géminées* par un accident géographique : morcellement en îles d'un continent, surrection d'un isthme qui coupe en deux une faune marine continue, etc. Les faunes marines à l'est et à l'ouest de l'isthme de Panama, isolées depuis le pliocène, comptent plus de cent paires d'espèces géminées, à peine séparables, notamment chez les Poissons, les Oursins, qui évidemment étaient autrefois identiques lorsque l'Océan était continu. Les Lézards des îles méditerranéennes, les Tortues des Galapagos, les *Partula* des îles polynésiennes, constituent maintenant des jordanons plus ou moins différents, alors qu'ils descendent assurément de types homogènes.

* * *

Après cet exposé incomplet (j'ai laissé de côté la formation d'espèces par polyploïdie), on comprendra peut-être un peu mieux pourquoi on ne peut pas voir se former une « bonne espèce nouvelle ». La phase essentielle et décisive, celle qui aboutit à l'isolement, se passe dans l'ombre ; mais une fois un groupe isolé, toutes sortes de facteurs peuvent agir pour le transformer : il subit les influences du milieu qui modifient son aspect (plantes de plaine transportées dans les montagnes) ; il est possible qu'il présente des mutations

qui ne se produiront pas dans l'espèce-mère. Il faudra peut-être de nombreuses années pour qu'il acquière des caractères morphologiques différentiels, voire l'incompatibilité sexuelle avec ses alliés, qui en feront une unité complètement autonome. L'Homme, durant sa courte vie, n'a aucune chance d'assister au commencement et à la fin du phénomène d'édification d'un type spécifique, mais tous les stades se présentent abondamment à lui dans la nature, et il ne peut rester aucun doute sur l'ordre de leur succession.

Tome 36, nº 6. — Mai 1929.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

Die Regulationsfähigkeit des ektodermalen Anlagenmusters der Pleurodeles- und der Tritongastrula.

von

F. E. LEHMANN
(Zoologisches Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit 3 Textfiguren.

Hatten zuerst die Forschungen SPEMANNS und seiner Mitarbeiter das weitgehende Regulationsvermögen des jungen Urodelenkeims erwiesen, so zeigten später die Untersuchungen GOERTTLERS (1925-27) und VOGTS (1928), dass bei denselben Keimen in anders angestellten Versuchen eine Regulation nicht oder nur sehr unvollkommen erfolgte.

Diese Befunde lassen vermuten, dass Regulation beim Tritonkeim nur unter bestimmten Bedingungen auftritt. Eigene Beobachtungen ergaben, dass eine Regulation von gleichgrossen Defekten bei *Pleurodeles* und bei *Triton* in verschieden hohem Masse stattfindet. Daraus schien sich eine Möglichkeit zu ergeben, die Bedingungen des Regulationsvermögens bei Urodelen weiter zu analysieren.

Im folgenden soll die Frage erörtert werden, wie weit das Ektoderm der jungen Gastrula regulationsfähig ist. Verlagerungs- und Defektexperimente sind angewandt worden, um darüber Aufschluss zu erhalten, wie weit die verschiedenen Ektodermbezirke der jungen Gastrula noch zu andern als den normalerweise vorgesehenen Leistungen befähigt sind. Beide Experimente sollen die Umordnungsfähigkeit des Keimmaterials prüfen. Dabei führt das Verlagerungsexperiment, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, zu andern Einsichten als der Defektversuch.

Im Verlagerungsversuch prüfen wir die Entwicklung

eines bestimmten Keimteils in atypischer Umgebung. Es lässt sich zeigen, insbesondere für das Ektoderm gewisser Gastrulationsstadien, dass für die Entwicklung des Transplantats sein Zustand, seine spezifische Reaktionsbereitschaft, ebenso massgebend ist, wie die Einflüsse der Umgebung, in die es gerät. So wird präsumptives Medullarmaterial, kurz nachdem es mit dem Urdarmdach in Kontakt gekommen ist, innerhalb der Epidermis zu Epidermis umgestimmt (Lehmann, 1928), während es im Blastocoel seine Tendenzen beibehält und zu Medullarsubstanz wird (Mangold, 1928). So gibt uns der Verlagerungsversuch direkt darüber Aufschluss unter welchen Bedingungen ein Keimteil zu determinativer Umordnung fähig ist und unter welchen er die eingeschlagene Entwicklungsrichtung beibehält.

Der Ausfall des Defektversuches wird durch zwei Fähigkeiten des Keimmaterials bestimmt, die nicht in unmittelbarem Zusammenhang miteinander zu stehen brauchen. Erstens müssen die dem Defekte benachbarten Gebiete in der Lage sein, durch Materialverschiebung den Defekt auszugleichen, worauf auch Spemann (Spemann und E. Bautzmann, 1927, S. 572) hinweist. Die Fähigkeit zu materialer Umordnung ist unbedingte Voraussetzung für den Ausgleich eines Defektes. Ein Teil des Anlagenmusters kann nur ersetzt werden, wenn das nötige Material zur Verfügung gestellt wird. Bei den bis jetzt vorliegenden Defektversuchen (Goerttler, 1925, Lehmann 1926, Suzuki 1929) ist die auf den Defekt folgende materiale Umordnung nicht mit der erforderlichen Genauigkeit festgestellt worden. Nur wenn in all diesen Versuchen vor Einsetzen der endgültigen Determination eine wirklich vollkommene materiale Umordnung eingetreten wäre, könnte der Einwand ausgeschaltet werden, dass die gefundenen Defekte auf reinen Materialdefekten beruhten. Erst wenn das zusammengeschobene Material einen Defekt vollkommen ausgefüllt hat, kann es seine Fähigkeit zu determinativer Umordnung erweisen. Durch die Defektversuche sollte auch diese Fähigkeit des Keimmaterials geprüft werden. Die Beantwortung dieser zweiten Frage kann jedoch nur dann in Angriff genommen werden, wenn die gesamten Frühstadien der Defektkeime genau auf ihre Materialverteilung untersucht worden sind.

Für die Auswertung der Defektexperimente ist es nun wesentlich zu wissen, dass die Art der Materialverschiebung den Determina-

tionsgrad eines Gewebes nur wenig zu beeinflussen vermag. Dies hat sich deutlich bei Verlagerungsversuchen im Ektoderm der Tritongastrula gezeigt (Lehmann 1928). Wenn im Defektexperiment die Fähigkeit zur Materialverschiebung unvollkommen ist, so kann nach dieser Erfahrung auf keinen Fall geschlossen werden, dass die Fähigkeit des Materials zu determinativer Umordnung ebenso unvollkommen sei; denn diese beiden Fähigkeiten stehen offenbar in keinem oder nur einem sehr losen Zusammenhang miteinander.

So gibt der Ausfall des Defektversuches in einer Hinsicht mehr als der Verlagerungsversuch, nämlich Aufschluss über die Fähigkeit zur Materialumordnung einer bestimmten Keimregion, in einer andern Hinsicht weniger als der Verlagerungsversuch, nämlich keine schlüssigen Anhaltspunkte für die Feststellung des Determinationsgrades der beteiligten Gewebe.

a) *Verlagerungsexperimente im Gebiet des Ektoderms.*

Aus den bekannten Experimenten Spemanns (1918) hatte sich nur ergeben, dass das Ektoderm der jungen Gastrula weitgehend umbildungsfähig sei. Es hatte sich aber nicht entscheiden lassen, ob bereits auf diesem Stadium das präsumptive Epidermis- und Medullarmaterial schon für ihre besonderen Leistungen vorbereitet und voneinander verschieden seien oder ob innerhalb des Ektoderms noch keine regionalen Differenzen existierten.

Eine Reihe neuerer Verlagerungsexperimente hat gezeigt, dass zwischen dem präsumptiven Medullar- und Epidermismaterial der jungen Gastrula bestimmte Unterschiede bestehen. Präsumptives Medullarmaterial ist vor allem geneigt, Medullarsubstanz zu bilden, allerdings nur unter begünstigenden Einflüssen des Implantatorts (Goerttler 1927, Bytinski-Salz 1929). Präsumptives Epidermismaterial reagiert auf diese begünstigenden Einflüsse, die dem Medullarmaterial in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Differenzierung ermöglichen, im einen Experiment überhaupt nicht (Goerttler 1927) oder nur in einer ganz geringen Zahl von Fällen (Bytinski-Salz 1929). Ferner habe ich gefunden, dass präsumptives Medullarmaterial rascher und vollkommener zur Bildung der für Medullarsubstanz typischen Kolbenzellen schreitet als Epidermismaterial, wenn es zur Bildung von Medullarsubstanz induziert wird.

Aus weiteren Beobachtungen (LEHMANN 1928) geht hervor, dass präsumptives Epidermis- und Medullarmaterial der jungen Gastrula sich in ihrer spezifischen Reaktionsbereitschaft zwar deutlich von einander unterscheiden, dass aber der Festigungsgrad der Eigendifferenzierungsfähigkeit, besonders im präsumptiven Medullarmaterial, im Vergleich mit älteren Gastrulationsstadien nur sehr gering ist. Die determinative Umordnungsfähigkeit des jungen Gastrulaektoderms wird dadurch so wenig beeinträchtigt, dass es sich in den meisten Fällen (z. B. SPEMANN und E. BAUTZMANN 1927) als vollkommen regulationsfähig erweist.

Innerhalb der Urodelen scheinen die Verhältnisse relativ ähnlich zu liegen. Nach den Experimenten von GOERTTLER verhielten sich *Axolotl*, *Triton* und *Pleurodeles* völlig übereinstimmend, ebenso in den Experimenten von BYTINSKI-SALZ *Axolotl* und *Triton*.

Dafür, dass bei *Pleurodeles*, ähnlich wie bei *Triton*, nicht nur die erste Anlage frühzeitig, sondern auch die endgültige Festlegung der Grenze zwischen Medullarsubstanz und Epidermis sehr spät erfolgt, spricht ein Befund von SUZUKI (1928). Er fand, wie ich früher bei Experimenten an *Triton* (1926), dass das Medullarrohr auf der Seite eines unilateralen Mesodermdefektes schwächer ausgebildet war. Ich habe darauf hingewiesen, dass ein Einfluss des Mesoderms auf die Massenentwicklung der Medullaranlage nur dann denkbar ist, wenn erst auf dem Stadium der Rückenrinne, wo das Mesoderm unter die Medullaranlage gerät, die endgültige Grenze zwischen Medullarsubstanz und Epidermis festgelegt wird (LEHMANN 1928). Bei *Triton* liess sich das experimentell beweisen.

So führen die Ergebnisse der Verlagerungsexperimente zu folgenden Schlüssen:

1. Das Ektoderm der jungen Gastrula ist in zwei Bezirke mit deutlich verschiedener spezifischer Reaktionsbereitschaft aufgeteilt: das präsumptive Epidermis- und das präsumptive Medullarmaterial.

2. Die Differenzen zwischen Epidermis- und Medullarmaterial der jungen Gastrula sind völlig umstimmbar. Die determinative Umordnungsfähigkeit des Ektoderms ermöglicht eine weitgehende Regulation.

3. Die Befunde sprechen dafür, dass die spezifische Reaktionsbereitschaft des Ektoderms bei *Triton*, *Pleurodeles* und *Axolotl* ähnlich ist.

b) *Defektversuche im Gebiet des Ektoderms.*

Diesen Folgerungen scheinen die Ergebnisse von Defektexperimenten GOERTTLERS (1925) zu widersprechen. Wurde ein Stück linksseitiges präsumptives Medullarmaterial der jungen Gastrula von *Pleurodeles* entnommen, so fand GOERTTLER, dass der linke Medullarwulst im Anschluss an den Kopfbereich völlig fehlte. Er sagt (*l.c.*, S. 529): « Der Materialverlust im präsumptiven Medullarmaterial zu Beginn der Gastrulation hat also zu einem Defekt in der wirklichen Medullarplatte geführt. Das an seiner Stelle liegende normale Keimmaterial anderer Herkunft wird offenbar nicht zur Vervollständigung der Anlage verwendet. Ebenfalls tritt keine Umdetermination auf, die entsprechend der Verringerung des Materials im Ganzen, nun eine in allen Ausmassen kleinere, aber vollständige Medullaranlage ermöglichte. »

Ich habe dieselben Experimente an *Pleurodeles* wiederholt und gefunden, dass das Ergebnis nicht so eindeutig ist, wie man nach diesen Feststellungen GOERTTLERS erwarten könnte. Um einen Vergleich zu erhalten, wurden auch an entsprechenden Gastrulationsstadien von *Triton* Defekte im präsumptiven Medullarmaterial gesetzt.

TABELLE DER BEFUNDE.

	Pleurodeles	*Triton*
Nicht zu analysieren	3	3
1. Teil der Medullaranlage fehlt . .	2	—
2. Deutlicher Massendefekt	7	8
3. Schwacher Massendefekt	—	3
4. Kein deutlicher Defekt	—	3
Total der Keime	12	17

1. Lokalisierten Ausfall in der Medullarplatte zeigten einzig zwei *Pleurodeles*keime. Die histologische Untersuchung ergibt (Fig. 1), dass Chorda und Mesoderm in normalem Umfange vor-

handen sind. Auf der intakten Seite erhebt sich ein Medullarwulst, bedeckt von einer deutlich zweischichtigen Epidermis. Auf der Defektseite fehlt der Medullarwulst völlig. An seiner Stelle findet sich ein dünnes einschichtiges Epithel, das die ganze Defektzone überzieht und das an Dicke der Epidermis der Gegenseite bei weitem nicht gleichkommt. Das gesamte Ektoderm der Defektseite ist so weitgehend in seiner Masse reduziert, dass ein materialer Ausgleich des Defekts selbst durch die Epidermis nicht möglich erscheint.

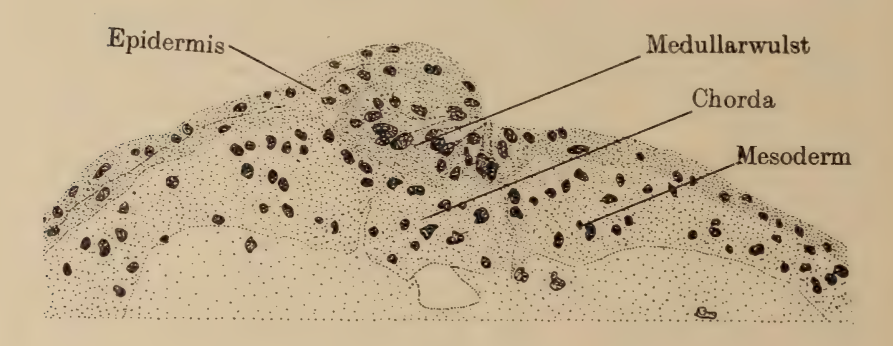


Fig. 1.

Querschnitt durch die Körpermitte von *Pleurodeles* I 26.73. Als Folge eines auf dem Gastrulastadium gesetzten Defektes im rechtsseitigen Medullarmaterial fehlt der rechte Medullarwulst völlig; die anschliessende Epidermis ist abnormal dünn. Links ist die Epidermis zweischichtig und der Medullarwulst deutlich aufgeworfen. Chorda und Mesoderm sind normal.

2. Der zweiten Gruppe gehören die meisten untersuchten Keime an. Bei den *Triton*- und *Pleurodeles*keimen dieser Gruppe fand sich eine deutlich lokalisierbare Schwäche in einem bestimmten Bezirk des Nervensystems. Bei einseitiger Operation trat Asymmetrie des Medullarrohres auf, bei symmetrischer Defektsetzung je nach Lage des Defekts eine Schwäche des Vorderendes bezw. des Rückenmarkes. Figur 2 zeigt einen solchen Fall. Die rechte Seitenmasse des Rückenmarks ist erheblich dünner als diejenige der intakten Gegenseite, ebenso ist die Hörblase der operierten Seite kleiner als die normale. Chorda und Mesoderm sind normal ausgebildet. In der Mehrzahl der Fälle tritt also bei *Pleurodeles* und *Triton* eine gewisse Regulation ein, die es nicht zu einem lokalisierten Ausfall, sondern nur zu Massendefekten der betroffenen Organe kommen lässt.



Fig. 2.

Querschnitt durch die Hörblasengegend von *Pleurodeles* I 26.83. Als Folge eines auf dem Gastrulastadium gesetzten Defekts im rechtsseitigen Medullarmaterial ist die rechtsseitige Medullarrohrhälfte stark an Masse vermindert.

3. und 4. Der dritten und vierten Gruppe mit fast vollkommener Regulation auch des Massendefekts gehören nur *Triton*keime an.

Aus diesen Daten ergibt sich, dass die *Triton*keime besser als die *Pleurodeles*keime Defekte auszugleichen vermögen, die im präsumptiven Medullarmaterial der jungen Gastrula angebracht wurden. Aehnliche Resultate wurden für das Randzonenmaterial erhalten. *Triton* reguliert (was von Suzuki übersehen wurde) in einer gewissen Anzahl von Fällen Chorda und Mesodermdefekte weitgehend (Lehmann 1926, S. 248 u. S. 250), während *Pleurodeles* nach Suzuki (1928) Defekte in den mesodermalen Keimbezirken nicht zu ersetzen vermag.

Diese Differenz beruht wahrscheinlich nicht auf einer Differenz in der determinativen Umordnungsfähigkeit bei *Pleurodeles* und *Triton* (vergl. S. 172), sondern auf einer Verschiedenheit im materialen Umordnungsvermögen bei beiden Arten. Bei *Triton* ist die Heilungsfähigkeit besser als bei *Pleurodeles*. Von 12 *Pleurodeles*keimen zeigten 6 eine einen Tag und mehr dauernde Heilung oder deutliche Narbenbildung; unter 17 Tritonkeimen war nur bei zweien eine Narbe zu finden und eine verlangsamte Wundheilung konnte nicht festgestellt werden. Wie sehr durch Narbenbildung die Massen-

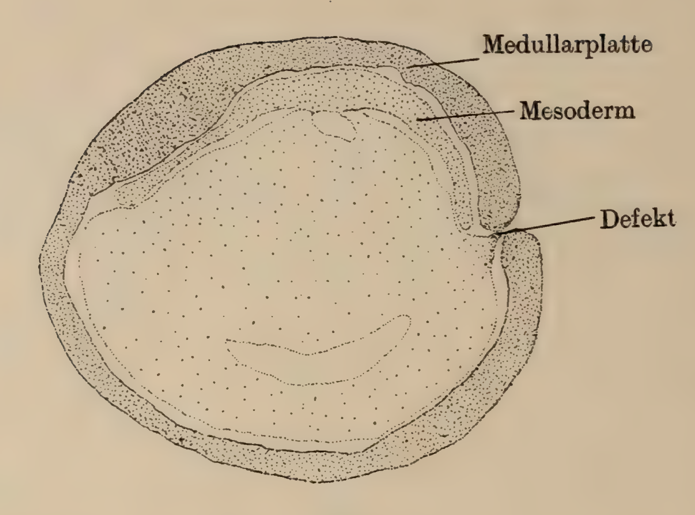


Fig. 3.

Querschnitt durch das Vorderende von *Triton* M 26.42. Links ist die Medullarplatte von normaler Dicke. Rechts ist sie zu dünn. Ventral vom fistelartigen Defekt ist das Ektoderm abnormal dick.

verlagerung gestört werden kann, zeigt ein Keim von *Triton* (Fig. 3).

Während auf der normalen Seite das Ektoderm deutlich in den dicken Medullarplattenbezirk und die dünne Epidermis aufgeteilt ist, ist auf der operierten Seite lateral noch eine beinahe geschlossene Fistel im Ektoderm sichtbar, der letzte Rest des Defekts. Das Medullarmaterial dorsal von der Fistel ist zu dünn, die Epidermis ventral von der Fistel ist zu stark verdickt. Die typische Massenverlagerung ist hier offenbar unterblieben, gehindert durch die Fistel.

Wenn nun eine solche Narbenbildung bei *Pleurodeles* häufiger eintritt und dadurch eine rechtzeitige Materialverschiebung hintangehalten wird, so ist es verständlich, dass es bei *Pleurodeles* häufiger als bei *Triton* bei der endgültigen Determination aus Materialmangel zum Ausfall eines Teils der Medullaranlage kommen kann. Ein solcher, durch verzögerte Materialverschiebung bedingter Defekt kann natürlich nichts für den Determinationszustand des operierten Materials besagen (S. 171).

Was die Defektversuche in ihrer Mehrzahl wahrscheinlich

machen, ist die Annahme, dass innerhalb des Ektodermfeldes die Fähigkeit zu vollkommener materialer Umordnung beschränkt ist. Grössere Defekte können offenbar auch bei Fehlen von Narbenbildung nicht vollständig (besonders nicht über die Mediane hinweg!) durch Materialzustrom von entfernter liegenden Keimbezirken gedeckt werden. Die eintretende Verkleinerung aller betroffenen Ektodermbezirke und die Seltenheit streng lokalisierter Defekte weist, wie auch die Befunde der Verlagerungsexperimente, auf eine weitgehende determinative Umordnungsfähigkeit des jungen Gastrulaektodermes hin.

Die Defektexperimente im Ektodermfeld der jungen Gastrula von *Triton* und *Pleurodeles* haben folgendes gezeigt:

1. In der Mehrzahl der Fälle verhalten sich *Pleurodeles* und *Triton* gleich. Die gesetzten Materialdefekte können nicht völlig ausgeglichen werden.

2. *Pleurodeles* reguliert schlechter als *Triton.* Die Versuche machen es wahrscheinlich, dass dies auf der langsameren Materialumordnung bei *Pleurodeles* beruht, die hier durch die verlangsamte Heilung und Narbenbildung stärker behindert ist als bei *Triton.*

3. Die proportionale Verkleinerung aller betroffenen ektodermalen Organe spricht ebenso wie die Verlagerungsversuche dafür, dass das Ektoderm der jungen Gastrula einer weitgehenden determinativen Umordnung fähig ist.

* * *

Die vorstehenden Feststellungen führen uns zu folgender Auffassung von der Regulationsfähigkeit des ektodermalen Anlagenmusters der jungen Gastrula:

1. Das Regulationsvermögen der Ektodermbezirke der jungen Gastrula wird durch zwei, wahrscheinlich nicht oder nur lose an einander gebundene Qualitäten bestimmt: *a*) durch die Fähigkeit zu materialer Umordnung; *b*) durch die Fähigkeit zu determinativer Umordnung des zusammengeschobenen Materials.

2. Die Fähigkeit zu determinativer Umordnung, wie sie sich aus dem Ausfall von Verlagerungsexperimenten ergibt, ist im Ektoderm der jungen Gastrula sehr weitgehend. Sie wird wenig beeinträchtigt durch die deutlich nachweisbare generelle Bestim-

mung des Epidermis- und Medullarbezirks im Sinne ihrer künftigen Leistungen.

3. Die Fähigkeit zu materialer Umordnung ist bei *Pleurodeles* und bei *Triton* beschränkt, und zwar erheblich mehr bei *Pleurodeles* als bei *Triton.* Die auftretenden Defekte können in erster Linie auf die Unfähigkeit zu materialer Umordnung bezogen werden.

LITERATUR.

1929. Bytinski-Salz, H. *Untersuchungen über das Verhalten des präsumptiven Gastrulaektoderms der Amphibien bei heretoplastischer und xenoplastischer Transplantation ins Gastrocoel.* Arch. Entw. mech. Bd. 114. H. 4-5.

1925. Goerttler, K. *Die Formbildung der Medullaranlage bei Urodelen.* Ebenda, Bd. 106.

1927. —— *Die Bedeutung gestaltender Bewegungsvorgänge beim Differenzierungsgeschehen.* Ebenda, Bd. 112.

1926. Lehmann, F. E. *Entwicklungsstörungen in der Medullaranlage von Triton, erzeugt durch Unterlagerungsdefekte.* Ebenda, Bd. 108.

1928. —— *Die Entwicklung der Differenzierungspotenzen im Ektoderm der Triton-Gastrula.* Verh. dtsch. zool. Ges. 32. Vers.

1928. Mangold, O. *Das Determinationsproblem I.* Ergebn. Biol., 3.

1918. Spemann, H. *Ueber die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo.* I.-IV. Arch. Entw. mech., Bd. 43.

1927. Spemann, H. und Bautzmann, E. *Ueber Regulation von Tritonkeimen mit überschüssigem und fehlendem medianem Material.* Ebenda, 110.

1928. Suzuki, S. *Defektversuche an ventralen und lateralen Bezirken der Randzone von Pleurodeleskeimen.* Ebenda, Bd. 114. H. 3.

1928. Vogt, H. *Mosaikcharakter und Regulation in der Frühentwicklung des Amphibieneies.* Verh. dtsch. zool. Ges. 32. Vers.

Tome 36, nº 7. — Mai 1929.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

Ueber die Beteiligung kernloser Strahlungen (Cytaster) an der Furchung geschnürter Triton-Eier.

von

G. FANKHAUSER

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.)

Mit 6 Textfiguren.

In das *Triton*-Ei dringen bei der Besamung meist mehrere Spermatozoen ein, deren Köpfe sich alle zu Spermakernen umwandeln, während in ihrer Nachbarschaft je eine kleine Strahlung im Eiplasma erscheint. Aber nur der dem Eikern zunächst liegende Spermakern verschmilzt mit jenem zum Furchungskern. Seine Strahlung teilt sich und liefert die beiden Pole der ersten Furchungsspindel. Die übrigen Spermakerne degenerieren, bleiben aber als dunkel gefärbte Chromatinkörper bis zum Blastulastadium deutlich sichtbar.

Kurz nach der Befruchtung kann das Ei nach der von SPEMANN ausgearbeiteten Schnürungsmethode mit einer feinen Haarschlinge in zwei Hälften zerlegt werden. Dabei gelangt der Eikern mit einem oder mehreren Spermatozoen zusammen in die eine Hälfte, die sich in der Regel normal, wie ein ungeschnürtes Ei entwickelt. Wenn die andere, eikernlose Eihälfte überzählige Spermatozoen enthält, so kann auch sie eine Entwicklung beginnen, indem nun einer oder mehrere der Spermakerne sich selbständig teilen. Es entsteht zunächst eine Blastula, die in ihren Zellen nicht diploide Furchungskerne mit 24 Chromosomen, sondern Abkömmlinge von haploiden Spermakernen mit nur 12 Chromosomen besitzt. Solche haploide Keime können sich bis zu einem vorgerückten Larvenstadium entwickeln. In den meisten Fällen

geht aber die Entwicklung nicht über das Blastula- oder Gastrulastadium hinaus, indem schon die Furchung sehr oft anormal verläuft [1].

Die Ursachen dieser anormalen Furchung aufzudecken war eines der Ziele der cytologischen Untersuchung eikernloser Eihälften auf ihren ersten Entwicklungsstadien. Diese hat ein unerwartetes Ergebnis gebracht, indem es sich zeigte, dass in einem Viertel aller auf Schnitten untersuchten Eihälften (in 35 von 133) ausser Spermakernen mit ihren Strahlungen noch überzählige, kernlose Strahlungen vorhanden waren.

Solche überzählige Strahlungen hat zuerst Morgan (1896) in Seeigeleiern beobachtet, die mit einer Lösung von Magnesiumchlorid behandelt worden waren, und er hat dafür die Bezeichnung « Cytaster » eingeführt. Die Entstehung und das Verhalten der Cytaster im Seeigelei ist seither wiederholt untersucht worden. Nach den Angaben verschiedener Autoren können sie sich teilen wie normale, kernhaltige Strahlungen. Aber nur in wenigen



Fig. 1.

Eikernlose Eihälfte in Polansicht, 1 Stunde nach der Befruchtung. Kombiniert aus 20 Schnitten. Vgl. d. Text.

Alle Figuren schematisiert, Dotterkörner nicht gezeichnet. Vergrösserung ca. 70 Mal.

[1] G. Fankhauser, *Archiv fur Entw.-Mech.*, Bd. 105, 1925.

Fällen wurde die Bildung vollständiger Furchen zwischen zwei kernlosen Strahlungen beobachtet[1].

1913 hat Herlant gezeigt, dass in Froscheiern, die durch Anstich mit einer feinen Glasnadel zu parthenogenetischer Entwicklung angeregt werden, regelmässig in der Nähe des Stichkanals kernlose Strahlungen (« asters accessoires ») entstehen, wenn mit der Nadel Fremdkörper, meist Blutkörperchen, ins Ei gebracht werden. Diese Cytaster können sich wiederholt teilen, aber nie ist eine solche Teilung von Furchenbildung gefolgt.

Im Zusammenhang mit diesen Angaben über das Seeigel- und Froschei ist das Verhalten der kernlosen Strahlungen in den eikernlosen Eihälften geschnürter Triton-Eier von besonderem Interesse.

Figur 1 zeigt eine Eihälfte eine Stunde nach der Befruchtung in Polansicht. An drei weit auseinander liegenden Punkten der Eioberfläche sind drei Spermatozoen eingedrungen. Ihre Wege ins Innere

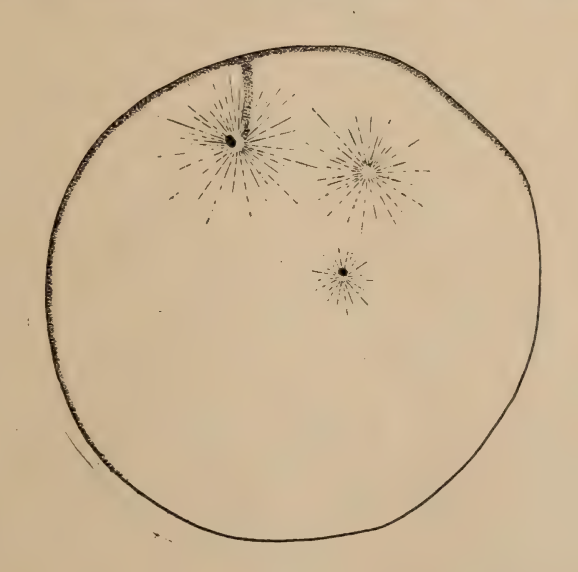


Fig. 2.

Eihälfte in seitlicher Ansicht, animaler Pol oben. 2 Stunden nach der Befruchtung. Kombiniert aus 40 Schnitten. Zwei Spermakerne; der näher dem vegetativen Pol gelegene mit kleinerer Strahlung. Rechts eine kernlose Strahlung.

[1] Wichtigste Literatur bei Fry (Journal of Exp. Zool., 43, 1925).

sind durch schwache Pigmentstrassen markiert. Die Köpfe haben ihre Umwandlung in Spermakerne noch kaum begonnen. In der Nähe eines jeden Kopfes liegt die zugehörige Strahlung. Ausserdem sind aber noch fünf kleinere, überzählige Strahlungen vorhanden in der Nachbarschaft der normalen [1]. Ein besonderes Zentralkörperchen, ein Centrosom, ist auf diesen frühen Stadien auch in kernhaltigen Strahlungen nicht zu finden. Das Zentrum aller Strahlungen wird von einem plasmatischen Netzwerk eingenommen, das mit fortschreitendem Wachstum der Strahlungen ausgedehnter und weitmaschiger wird und dann schon bei mittelstarker Vergrösserung als heller Hof auffällt (vgl. Fig. 2).

Durch welche Faktoren die Bildung überzähliger Strahlungen ausgelöst wird, lässt sich noch nicht bestimmt angeben. Bisher wurden Cytaster nur in geschnürten Eiern gefunden, nie in ungeschnürten. Die Durchschnürung selbst übt sicher auf das Eiplasma einen starken mechanischen Reiz aus, der allein die Bildung von

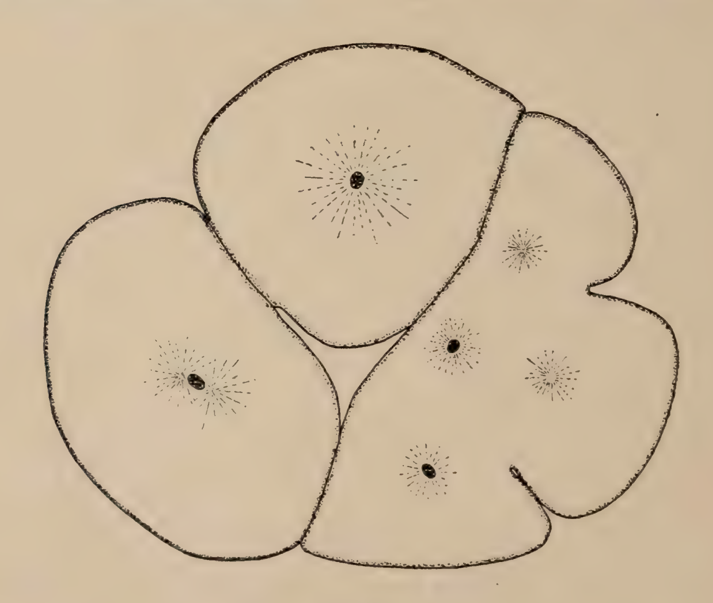


Fig. 3.

Furchungsstadium (s. Text). Zwischen den beiden kernlosen Strahlungen rechts schneidet eine tiefe Furche ein.

[1] Auch in zwei andern, ungefähr gleichaltrigen Eihälften sind die überzähligen Strahlungen den normalen benachbart. In einer etwas älteren Hälfte aber wurde ein kleiner Cytaster weit entfernt von den Spermakernstrahlungen gefunden.

Cytastern veranlassen könnte. Ausserdem aber wurde die Schnürung stets in einer schwachen Lösung von Calciumchlorid vorgenommen, in der die Eier weniger leicht platzen als in Wasser. Mit solchen Lösungen, allerdings in bedeutend stärkerer Konzentration, hat YATSU (1905) in *Cerebratulus*-Eiern Cytasterbildung hervorrufen können. So ist es sehr wohl möglich, dass beide Faktoren, Schnürung und Salzlösung, bei der Erzeugung von überzähligen Strahlungen zusammenwirken. Neue Schnürungsversuche in gewöhnlichem Wasser und verschieden starken Calciumchlorid-Lösungen könnten darüber weitern Aufschluss geben.

Während also über die Ursachen der Cytasterbildung einstweilen nur Vermutungen möglich sind, gingen aus der Untersuchung älterer Stadien zwei gesicherte Resultate von allgemeiner Bedeutung hervor:

1. Die überzähligen Strahlungen können sich teilen. Die Teilung beginnt mit einer Längsstreckung des zentralen Plasmanetzwerkes, die sich in die Bildung einer wenig deutlichen Spindel fortsetzt (vgl. Fig. 6*a* und *b*).

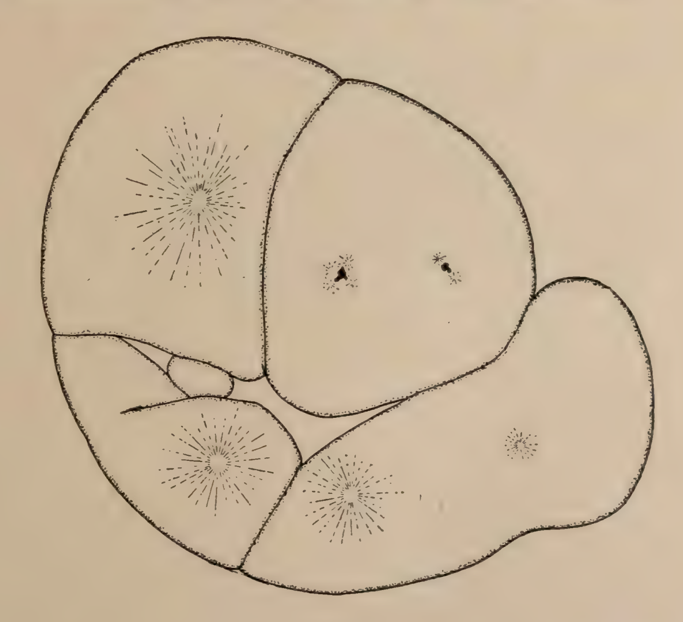


FIG. 4.

Furchungsstadium, 1 Tag nach der Befruchtung. Vollständige Furchen zwischen kernlosen Strahlungen trotz dem die Furchenbildung sehr erschwerenden Dotterreichtum des Triton-Eies.

2. Zwischen kernlosen Strahlungen können vollständige Furchen einschneiden und zur Bildung kernloser «Zellen» führen.

Figur 3 zeigt den Umriss eines Schnittes durch eine 1 Tag alte Eihälfte, in den die Kerne und Strahlungen der benachbarten Schnitte eingetragen sind. Es sind zwei Cytaster vorhanden, zwischen denen im Augenblick der Fixierung eine Furche schon tief eingeschnitten hatte.

In der gleich alten Eihälfte der Figur 4 sind nur in einer einzigen Zelle Spermakerne vorhanden, die sich mit sehr starker Verspätung zu einer anormalen Teilung anschicken. Die übrigen Zellen enthalten nur eine oder zwei kernlose Strahlungen verschiedener Grösse. Die Cytaster haben also in diesem Fall die Spermakerne mit ihren normalen Strahlungen vor Beginn der Furchung auf ein kleines Gebiet der Eihälfte zurückgedrängt.

Wenn solche Keime sich weiter furchen können, so müssen daraus Blastulae entstehen, die kleinere oder grössere Bereiche kernloser Zellen enthalten, je nachdem

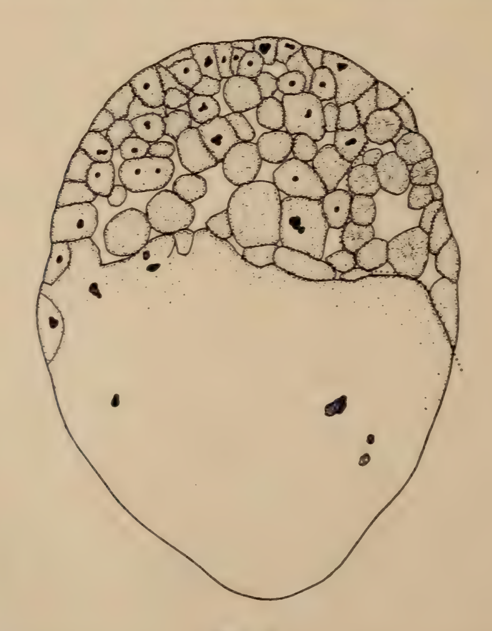


Fig. 5.

Junge Blastula. Vegetative Hälfte ungefurcht. Oben rechts (durch punktierte Linie abgegrenzt) Gebiet kernloser Zellen.

die kernlosen Strahlungen zu Beginn der Furchung ein kleineres (Fig. 3) oder grösseres Gebiet (Fig. 4) besetzen konnten. Solche Blastulae wurden wirklich auch gefunden, im Ganzen fünf, in denen das kernlose Gebiet sehr verschiedene Ausdehnung besitzt.

Figur 5 zeigt einen einzelnen Schnitt durch eine Eihälfte in seitlicher Ansicht. Die Furchung verlief von Anfang an ganz anormal, der vegetative Teil (mit grobkörnigem Dotter) blieb überhaupt ungefurcht. Der schon ziemlich kleinzellige animale Bereich enthält rechts ein Gebiet kernloser Zellen mit je einer Strahlung (in der Figur durch eine punktierte Linie abgegrenzt). Diese Zellen sind noch vollständig gesund und unterscheiden sich ausser durch die Abwesenheit des Kernes nicht von ihren kernhaltigen Schwestern.

In Figur 6 *a* ist ein Schnitt durch eine gleich alte Blastula dargestellt, deren Dach und Seitenwände ganz aus kern-



FIG. 6 *a*.

Medianer Schnitt durch eine junge Blastula, die zum grössten Teil aus kernlosen Zellen besteht. Oben eine kernlose Strahlung in Teilung, rechts in einer Zelle nahe der Oberfläche zwei Tochterstrahlungen und Beginn einer Furche.

losen Zellen gebildet sind, während die kernhaltigen nur ein verhältnismässig kleines Gebiet im Innern einnehmen. In den ersten und letzten Schnitten der Serie sind daher überhaupt nur kernlose Zellen zu finden (Fig. 6 *b*). Der Keim war im Moment der Fixierung noch vollständig gesund. Die beiden in Figur 6*a* und *b* sichtbaren Spindeln und die in der Zelle Figur 6*a* rechts eben beginnende Furche zeigen an, dass der Keim sich noch weiter gefurcht und wenigstens noch ein älteres Blastulastadium erreicht hätte.

Damit ist bewiesen, dass es für die Lebensfähigkeit und das Teilungsvermögen einer Furchungszelle bis zu einem vorgerückten Blastulastadium gleichgültig ist, ob sie einen Kern

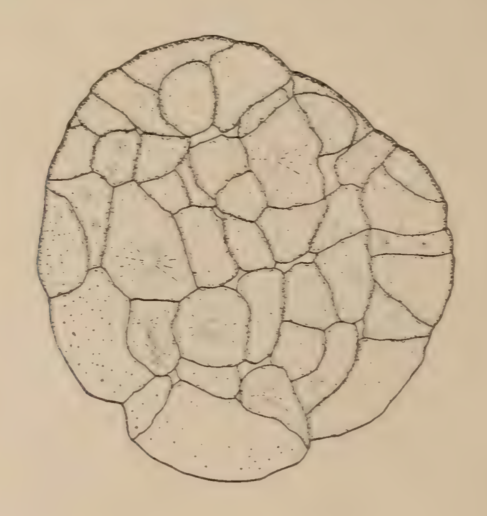


Fig. 6 *b*.

Seitlicher Anschnitt derselben Blastula. Nur kernlose Zellen getroffen. Links unten eine kernlose Strahlung in Teilung. — Vgl. die ganz ähnliche Figur 4 von McClendon (Arch. Entw. Mech. 26, 1908), die einen Schnitt durch eine vollständig kernlose Seeigel-Morula darstellt.

enthält oder nicht. Der Kern kann also bis zu diesem Zeitpunkt keine bedeutende Rolle in der Entwicklung spielen.

Aus den Ergebnissen von Bastardierungs-Experimenten an Echinodermen hatte seinerzeit Boveri geschlossen, dass die Ent-

wicklung bis zum Blastula- oder Gastrulastadium ohne wesentliche Mitarbeit des Kernes erfolge. Damit stimmt das Resultat dieser cytologischen Untersuchungen sehr schön überein, dass nämlich eine Blastula entstehen kann, die im grössten Teil ihrer Zellen überhaupt keinen Kern enthält und trotzdem lebensfähig ist. Im Zusammenhang mit Boveris Folgerungen wäre es nun von grossem Interesse zu wissen, wie weit ein solcher Keim überhaupt sich entwickeln kann. Auf diese Frage ist an Hand des bisher untersuchten Materials noch keine Antwort möglich. Es ist immerhin auffallend, dass — wie schon eingangs erwähnt wurde — viele eikernlose Eihälften als Blastulae oder Gastrulae eingehen, und zwar bedeutend mehr, als zu erwarten wären, wenn es sich dabei nur um «Bauchstücke» nach der Spemann'schen Bezeichnung handelte, die bei der Schnürung zu wenig Organisatormaterial mitbekommen haben und deshalb keine Achsenorgane bilden können. Solche erkrankte Keime sind bis jetzt noch nicht auf Schnitten untersucht worden. Es ist aber sehr wohl möglich, dass sich darunter auch solche mit grösseren Bezirken kernloser Zellen befinden, die nun in dem Entwicklungsstadium, auf dem die Kerne in Tätigkeit treten, erkranken müssen.

Communication faite
a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse,
tenue a Genève les 16 et 17 mars 1929.

L'Age et la Croissance de quelques Anguilles jaunes de taille moyenne, du Haut-Rhin.

par

A. GANDOLFI-HORNYOLD

(Travaux de la Commission Suisse-Badoise pour la Pêche dans le Haut-Rhin.)

Le Dr W. Schmassmann a eu l'obligeance de garder dans un vivier jusqu'au mois de décembre, 24 Anguilles jaunes de taille moyenne, capturées au cours du mois d'octobre, dans des nasses dans le Rhin, à Augst. Je le remercie encore une fois bien sincèrement de toute la peine qu'il s'est donnée pour me procurer du matériel pour l'étude de l'Anguille du Haut-Rhin.

Les Anguilles mesuraient de 45-65 cm.; leur poids variait de 130 à 390 gr.; mais il faut noter que pendant leur séjour dans le vivier, leur poids a dû diminuer. J'ai déterminé l'âge d'après les écailles et les otolithes, mais ayant remarqué quelques formes anormales et curieuses parmi les otolithes, j'ai renoncé à les roder sur la pierre carborundum, ce qui aurait détruit le sulcus en rendant ainsi les otolithes inutilisables pour des études morphologiques.

J'ai compté les zones après avoir laissé les otolithes pendant 15 jours dans le terpinéol, produit qui les rend aussi transparents que la créosote, mais sans l'inconvénient de l'odeur. Je ne saurais assez en conseiller l'usage pour l'études des otolithes, etc.

Ceci dit, je donnerai les groupes d'âge des 24 femelles, en indiquant, pour chaque individu, la longueur, le poids, le nombre de zones des écailles ainsi que la différence d'entre le nombre de zones des écailles et celui des otolithes. Les chiffres romains I, II, III, placés derrière le nombre de zones des écailles, indiquent l'abon-

dance des écailles ayant le nombre maximum de zones de croissance (I: peu, II: passablement, III: beaucoup).

Groupe	Longueur	Poids	Nº zones écailles	D
VII . . .	45 cm.	130 gr.	3 II	4
VIII . .	47 »	155 »	4 III	»
» . .	51 »	157 »	»	»
» . .	52 »	195 »	5 I	4
IX . . .	55 »	200 »	»	3
» . . .	54 »	195 »	4 I	5
» . . .	53 »	210 »	5 II	4
» . . .	» »	200 »	4 III	5
» . . .	51 »	180 »	5 I	4
» . . .	49 »	150 »	4 III	5
X . . .	60 »	260 »	»	6
» . . .	59 »	275 »	6 I	4
» . . .	58 »	270 »	5 II	5
» . . .	57 »	260 »	»	»
» . . .	» »	255 »	»	»
» . . .	» »	240 »	»	»
» . . .	56 »	220 »	»	»
» . . .	55 »	295 »	5 I	»
» . . .	» »	230 »	»	»
XI . . .	65 »	390 »	7 I	4
» . . .	» »	280 »	6 II	5
» . . .	» »	320 »	6 I	»
» . . .	» »	276 »	»	»
» . . .	» »	275 »	»	»

Récapitulation.

Sexe					
Groupe	VII	VIII	IX	X	IX
Longueur moyen. cm.	45	50	52,60	57,11	62,20
Poids moyen gr. . .	130	169	189,16	245	312,60
Nº zones écailles . .	3 III	4 III-5 I	4 I-5 II	4 III-6 I	6 I-7 I
D.	4	4-5	4-5	4-6	4-5
Nº d'individus . . .	1	3	6	9	5

Les otolithes sont devenus très transparents dans le terpinéol

et dans bien des cas j'ai pu compter les zones exactement; dans les autres cas, il est possible que je me sois trompé tout au plus de 1 ou 2 zones.

Les zones étaient généralement bien marquées sur ces otolithes mais parfois elles étaient tellement serrées les unes contre les autres, vers le bord, qu'il était difficile de les compter très exactement.

Les formes anormales observées parmi les otolithes seront décrites dans un prochain travail.

Les écailles étaient de forme normale et de même le nombre de zones par rapport à la taille des Anguilles. La femelle de 65 cm. pesant 390 gr. avait 7 I zones, nombre supérieur à la normale.

La différence entre le nombre de zones des écailles et celui des zones des otolithes, est assez élevée chez ces Anguilles.

En admettant l'exactitude de mes observations, la croissance ne semble être guère rapide chez l'Anguille du Haut-Rhin. Les individus étudiés étaient dans leur huitième à douzi'me année de vie fluviale.

Je n'ai pas rencontré chez ces Anguilles de parasites intestinaux.

Tome 36, nº 9. — Mai 1929.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

Les Otolithes de quelques Anguilles de grande taille du Haut-Rhin.

par

A. GANDOLFI-HORNYOLD

(Travaux de la Commission Suisse-Badoise pour la Pêche dans le Haut-Rhin.)

Avec la planche 2.

J'ai déjà publié une étude sur les otolithes d'Anguilles de grande taille, pêchées dans le Haut Rhin, à Augst, grâce à l'amabilité du Dr SCHMASSMANN, inspecteur de pêche, à Liestal, qui m'en a procuré de nouveaux specimens l'année passée. Cela m'a permis de compléter mes observations.

Ma première publication a paru en 1917[1]. Dans ce nouveau travail, je donnerai les résultats obtenus par l'étude des otolithes de 7 grands individus de 87 à 106 cm., pesant de 1480-2850 gr. Plus tard, je compte étudier les otolithes d'Anguilles de taille moyenne. Les dessins des otolithes ont été faits par M. Fernand ANGEL, assistant au Muséum. Le grossissement est de 13-16 fois.

Je préfère en commençant citer en entier la description des otolithes de l'Anguille, par M. G. Allan FROST, qui a étudié ceux d'un grand nombre de Poissons de la collection si riche du British Museum.

G. Allan FROST décrit de la manière suivante les otolithes de l'Anguille [2] dans un de mes travaux précédents:

The saccular otolith, the sagitta, in the young Eel is ovate or round in shape usually with a flattening of the frontal rim. The outer side is slightly concave, and the inner side is convex. The sulcus is oblique and straight.

In the adult Eel the form is elongated, the dorsal rim curved or

[1] *Otoliths of large Eels from the Rhine.* Journal of the Royal Microscop. Soc., 1927.

[2] *Otoliths of large Eels from the Albufera of Valencia.* Journal of the Royal Microscop. Soc. 1925.

straight, the ventral rim is slightly curved, the posterior rim is usually pointed, and the front consists of a rostrum, antirostrum and an excisure.

The sulcus opens widely on the frontal rim, the ostium is slightly depressed, and the cauda, which is usually narrow may be curved or straight.

In some cases the sulcus widens out, and is not divided into ostium or cauda.

The sulcus does not usually reach the posterior rim.

There is considerable differenciation in the forms presented in the otoliths of adult eels. The utricular and lagenar otoliths are very small in composition with the sagitta.

Le tableau suivant indique la longueur, le poids, le nombre de zones des écailles et les dimensions des otolithes de ces grandes femelles argentées.

Longueur	Poids	N° zones écailles	Dimensions des otolithes	
87 cm.	1450 gr.	10 I	G. $3,4 \times 2^{mm},5$.	D. $3,4 \times 2^{mm},5$.
88 »	1500 »	9 II	» $4 \times 2^{mm},5$	» $4,1 \times 2^{mm},5$
88 »	1800 »	9 I	» $4,7 \times 3^{mm}$	» $4,2 \times 2^{mm},6$
98 »	2050 »	11 I	» $4,1 \times 2^{mm},6$	» $4,1 + 2^{mm},6$
102 »	2500 »	11 I	» $4,3 \times 2^{mm},7$	» $4,2 \times 2^{mm},7$
105 »	1900 »	11 I	» $4,5 \times 2^{mm},7$	» $4,7 \times 2,^{mm}6$
106 »	2850 »	12 I	» $5,5 \times 3^{mm},4$	» $5,5 \times 3^{mm},2$

Les chiffres romains placés derrière le nombre de zones d'écailles indiquent l'abondance relative des écailles ayant le nombre maximum de zones (I: peu, II: passablement, III: beaucoup). Par exemple, 12 I, indique qu'il y avait peu d'écailles avec 12 zones.

La taille des otolithes varie selon celle de l'Anguille, par exemple ceux de l'individu de 87 cm. sont plus petits que ceux de l'Anguille de 106 cm.

La relation n'est cependant pas absolue car des individus de longueur peu différente peuvent avoir des otolithes de taille diverse.

C'est par exemple le cas pour une des femelles mesurant 88 cm. de longueur dont les otolithes sont plus grands que ceux de l'Anguille de 98 cm.

Les otolithes peuvent avoir la même taille ou varier plus ou moins, comme par exemple, l'otolithe gauche de la femelle de 88 cm.

du poids de 1800 gr. qui mesure $4^{mm},7 \times 3^{mm}$, tandis que le droit n'a que $4^{mm},2 \times 2^{mm},6$. On peut trouver d'autres exemples sur ce tableau.

Ceci dit, je décrirai les otolithes de ces 7 grandes femelles.

Les deux otolithes de la femelle de 87 cm. (Pl. 2, fig. 1 et 2) ont une forme quadrangulaire, avec les bords finement denticulés.

Sur les deux otolithes, le bord dorsal est assez arrondi, le ventral est presque droit. Le bord postérieur est arrondi, très denticulé sur l'otolithe gauche, tandis que sur le droit, il est arrondi et se termine en protubérance.

L'antirostrum et le rostrum sont arrondis et assez grands sur l'otolithe gauche. Il y a aussi une grande encoche sur l'otolithe droit, l'antirostrum est à peine indiqué et le rostrum est grand et arrondi.

Le sulcus des deux otolithes est long, droit, non divisé et terminé en pointe à environ trois quarts de la longueur de l'otolithe; il présente une dépression circulaire. Celui de l'otolithe droit s'ouvre en forme d'entonnoir très large, couvrant presque tout le bord antérieur.

Les otolithes de la femelle de 88 cm. et 1500 gr. (fig. 3 et 4), se essemblent beaucoup; leur forme est ovalaire avec les bords finement denticulés, mais peu saillants.

Le bord dorsal ainsi que le postérieur est arrondi, le bord ventral presque droit. L'antirostrum est pointu, mais sur l'otolithe droit il est plus petit et il en est de même pour l'excisure.

Le rostrum est obtus, et plus grand sur l'otolithe droit.

Le sulcus s'ouvre largement sur le bord antérieur, il est long, droit, non divisé et se termine environ aux six septièmes de la longueur de l'otolithe, arrondi sur le gauche et pointu sur le droit.

Les otolithes de la femelle de 88 cm. et 1800 gr. (fig. 5 et 6) ont une forme, soit quadrangulaire avec les bords finement denticulés, mais diffèrent beaucoup l'un de l'autre.

Sur l'otolithe gauche, les bords dorsal, ventral et postérieur sont rrondis. L'antirostrum et le rostrum sont assez grands et de forme arrondie, l'excisure est grande.

Sur l'otolithe droit, le bord dorsal est droit mais denticulé, le ventral arrondi et le postérieur aplati.

L'antirostrum et l'excisure sont à peine marqués, le rostrum très grand et obtus. Le sulcus des deux otolithes s'ouvre largement en forme d'entonnoir sur le bord antérieur, il est légèrement couché

et oblique, et terminé en pointe à environ trois quarts de la longueur de l'otolithe.

Les otolithes de la femelle de 98 cm. (fig. 7 et 8) diffèrent assez l'un de l'autre, le gauche est de forme sub ovalaire et le droit, sub quadrangulaire.

Sur les deux, les bords dorsal et ventral sont presque droits, le postérieur est arrondi sur le gauche et aplati sur le droit.

L'antirostrum et l'excisure sont à peine indiqués sur l'otolithe gauche, le rostrum est obtus. Sur l'otolithe droit, l'antirostrum est plus grand et forme une bosse, le rostrum est arrondi et l'excisure est assez grande.

Le sulcus s'ouvre assez largement sous forme d'entonnoir sur le bord antérieur, il est très long, presque droit, non divisé et termine arrondi près du bord postérieur.

Les otolithes de la femelle de 102 cm. (fig. 9 et 10) ont une forme ovalaire avec les bords largement denticulés semblables aux otolithes de la femelle de 88 cm. et 1800 gr. (fig. 3 et 4), mais peu saillants.

Les bords dorsal et ventral sont arrondis. Le bord postérieur est plus ou moins arrondi sur l'otolithe gauche qui est assez denticulé, tandis qu'il est tronqué obliquement sur le droit.

L'antirostrum et le rostrum sont pointus sur l'otolithe gauche et l'excisure forme un angle d'environ 90°. Chez l'otolithe droit, l'antirostrum est arrondi et le rostrum pointu. L'excisure est assez grande.

Le sulcus est large, droit, et non divisé sur l'otolithe gauche, tandis que sur le droit, il est plus étroit et oblique; c'est le seul otolithe chez lequel on peut distinguer un *ostium* et une *cauda*.

Le sulcus est interrompu sur les deux otolithes à environ quatre cinquièmes de la longueur; son extrémité est arrondie sur le gauche et pointue sur le droit.

Les otolithes de la femelle de 105 cm. (fig. 11 et 12) ont une forme semi-ovalaire à bords irréguliers, très fortement et largement denticulés.

Le bord dorsal est légèrement arrondi sur les deux otolithes, le bord ventral presque droit, le bord postérieur est aplati sur l'otolithe gauche et tronqué obliquement sur le droit. Il est très denticulé sur les deux otolithes.

L'antirostrum est petit, il est arrondi sur le gauche, obtus et plus petit sur le droit. L'excisure est présente sur les deux otolithes.

Le sulcus s'ouvre largement en forme d'entonnoir sur le bord antérieur; il est presque droit, non divisé, et devient très peu profond à environ la moitié de sa longueur, son extrémité située aux quatre cinquièmes environ de la longueur de l'otolithe, est arrondie.

Les otolithes de la femelle de 106 cm. (fig. 13 et 14) ont une forme ovalaire, et les bords très profondément et irrégulièrement denticulés.

Aux deux otolithes, le bord dorsal est très arrondi; il en est de même pour le bord ventral de l'otolithe gauche, tandis qu'il est presque droit sur l'otolithe droit. Le bord postérieur est arrondi sur l'otolithe gauche, et forme par contre sur le droit, à cause des dentelures, une protubérance.

L'antirostrum est grand, obtus sur l'otolithe gauche et arrondi sur le droit; le rostrum est grand et arrondi sur les deux otolithes. L'excisure est grande chez tous les deux.

Le sulcus est largement ouvert sur le bord antérieur, il est très large, droit, non divisé, peu profond et arrondi à son extrémité aux cinq septièmes environ de la longueur de l'otolithe.

En comparant les descriptions et les figures des otolithes de ces 7 grandes femelles argentées, capturées à Augst, dans le Haut Rhin, on peut constater qu'il n'y a pas deux otolithes identiques, mais que tous présentent des variations plus ou moins grandes.

On peut dire, en conclusion, que les otolithes de grandes Anguilles présente une grande variation, soit dans leur forme générale, comme dans celle du sulcus, et que les deux otolithes d'une même Anguille peuvent aussi être très différents l'un de l'autre.

Les observations confirment les conclusions de G. Allan Frost ainsi que mes résultats antérieurs.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 2.

Fig. 1. Otolithe gauche de la femelle de 87 cm. de longueur et du poids de 1450 gr.

Fig. 2. Otolithe droit de la femelle de 87 cm. de longueur et du poids de 1450 gr.

Fig. 3. Otolithe gauche de la femelle de 88 cm. de longueur et du poids de 1500 gr.

Fig. 4. Otolithe droit de la femelle de 88 cm. de longueur et du poids de 1500 gr.

Fig. 5. Otolithe gauche de la femelle de 88 cm. de longueur et du poids de 1800 gr.

Fig. 6. Otolithe droit de la femelle de 88 cm. de longueur et du poids de 1800 gr.

Fig. 7. Otolithe gauche de la femelle de 98 cm. de longueur et du poids de 2050 gr.

Fig. 8. Otolithe droit de la femelle de 98 cm. de longueur et du poids de 2050 gr.

Fig. 9. Otolithe gauche de la femelle de 102 cm. de longueur et du poids de 2500 gr.

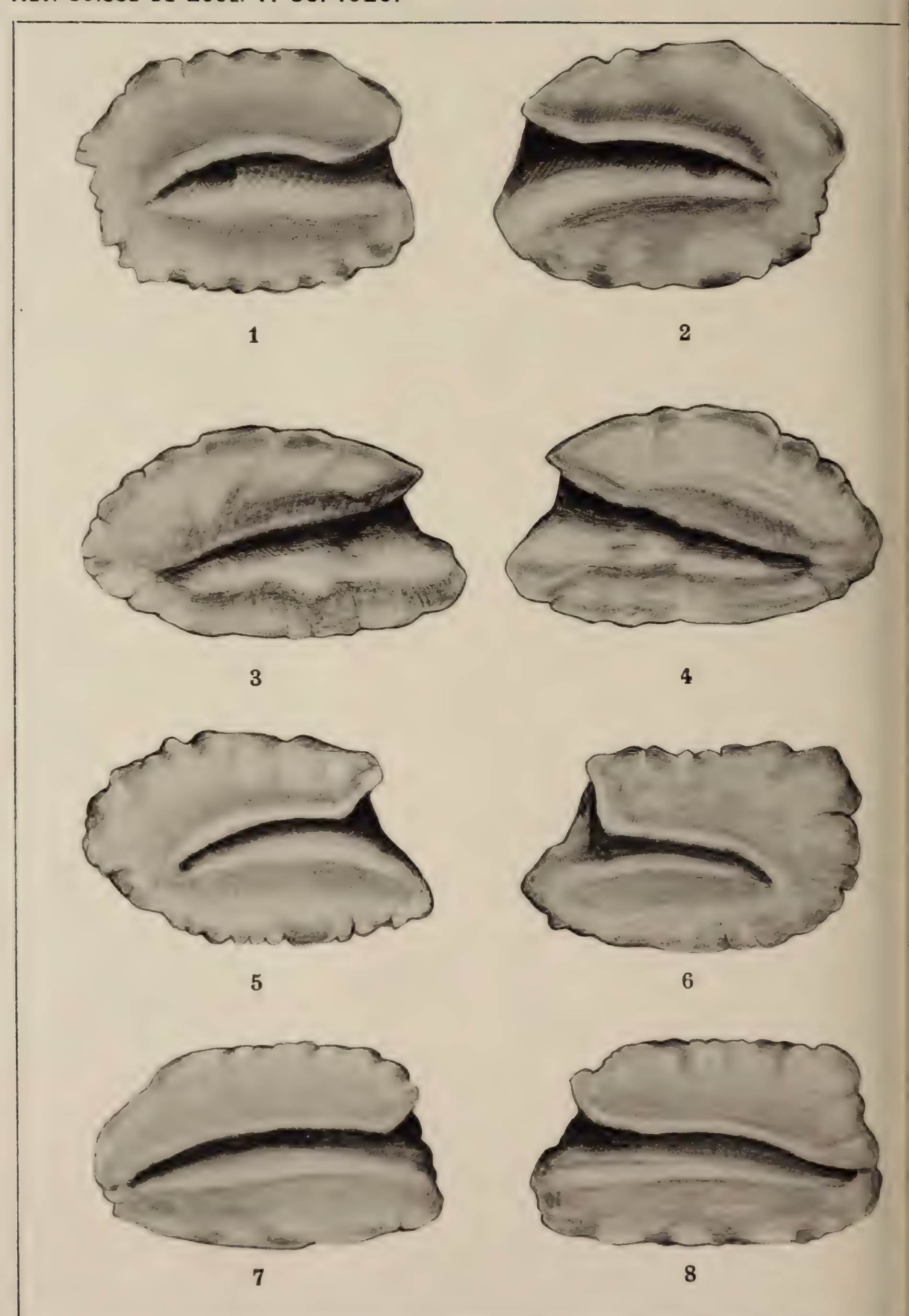
Fig. 10. Otolithe droit de la femelle de 102 cm. de longueur et du poids de 2500 gr.

Fig. 11. Otolithe gauche de la femelle de 105 cm. de longueur et du poids de 1900 gr.

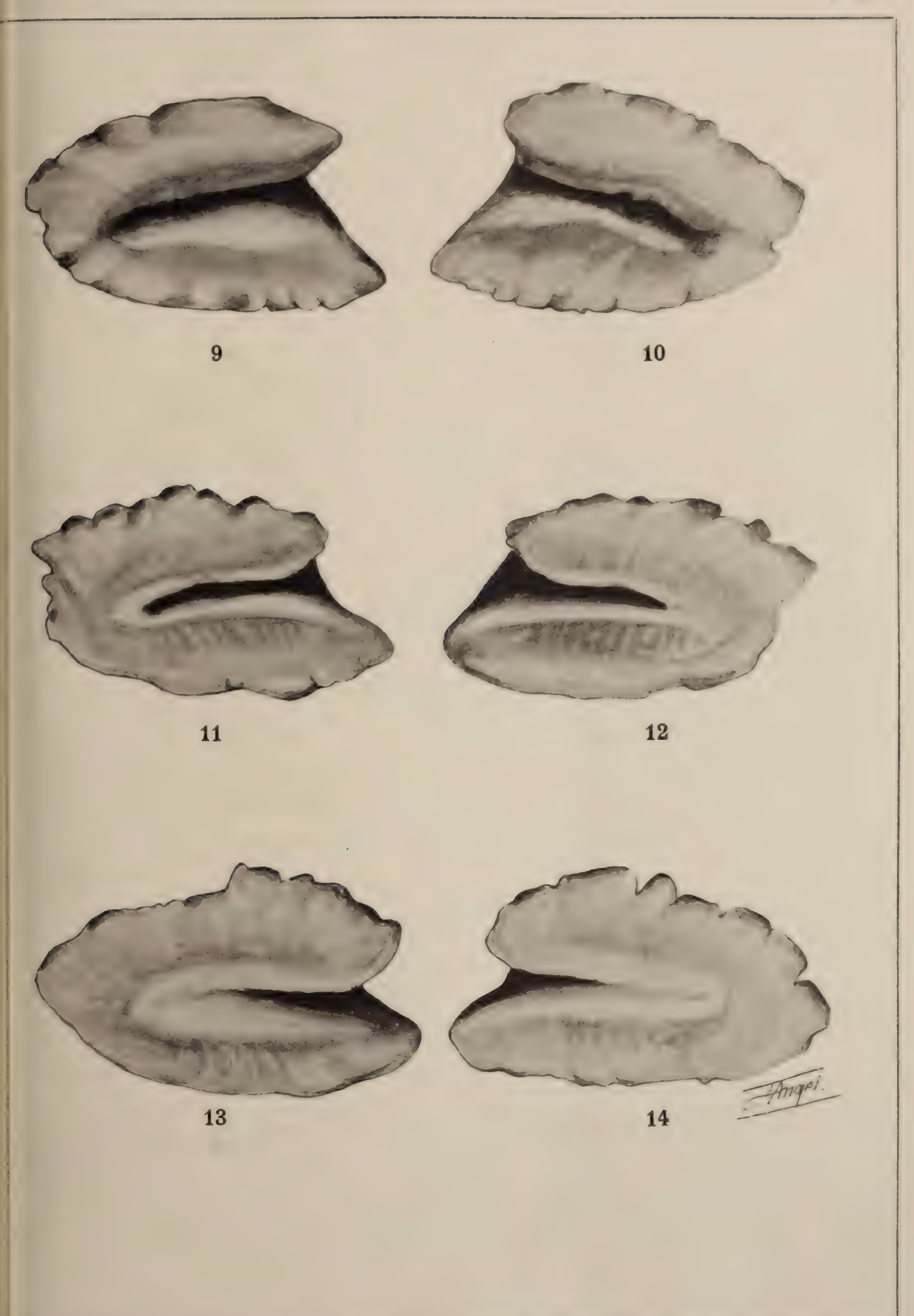
Fig. 12. Otolithe droit de la femelle de 105 cm. de longueur et du poids de 1900 gr.

Fig. 13. Otolithe gauche de la femelle de 106 cm. de longueur et du poids de 2850 gr.

Fig. 14. Otolithe droit de la femelle de 106 cm. de longueur et du poids de 2850 gr.



A. GANDOLFI-HORNYOLD



C'OLITHES D'ANGUILLES.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

Une nouvelle méthode pour marquer des Anguilles. Le Tatouage.

par

A. GANDOLFI-HORNYOLD

(Fribourg).

L'année passée, M. J. LE CLERC, Inspecteur principal des Eaux et Forêts aux Ponts de Cé, m'avait très aimablement invité à faire des recherches sur le sexe de la petite Anguille jaune en Anjou.

Nous avons discuté la possibilité d'en marquer un grand nombre, de manière à pouvoir les reconnaître pendant toute leur vie. J'ai proposé de marquer les Anguilles en provoquant la formation de la pseudo-nageoire caudale ce qui réussit très bien chez l'Anguille. On écrase la région caudale, il se produit une nécrose et la partie lésée tombe en produisant un moignon d'amputation. En très peu de temps, les nageoires croissent autour du moignon et se réunissent, de sorte qu'on peut facilement reconnaître les Anguilles ainsi opérées.

Dans la nature, la pseudo-nageoire caudale se forme à la suite d'une morsure faite par une plus grande Anguille, ou par un Brochet, etc.

La mortalité est presque nulle en opérant par l'écrasement, tandis qu'elle est très considérable si l'on coupe la région caudale avec des ciseaux, ce qui occasionne des hémorragies.

Cependant, la pseudo-nageoire caudale peut ne pas être aperçue par des pêcheurs, aussi ai-je proposé d'employer les différentes marques métalliques servant à marquer les Poissons, et qui s'appliquent généralement aux nageoires. M. LE CLERC m'a fait observer avec raison que beaucoup de ces Anguilles seraient lâchées dans des marais et qu'en circulant parmi les plantes aquatiques elles pourraient à la longue se débarrasser de leurs marques. Il m'a proposé de faire des essais sur la possibilité de les marquer par le

tatouage sur la région ventrale. J'ai fait les premiers essais le 13 décembre de l'année passée à la Station Zoologique de Sète, aidé par le Dr. Despax.

J'ai employé deux procédés; la scarification avec application d'encre de Chine, permettant de dessiner des marques en forme de croix lorraines, de St-André, etc., par exemple, ce qui est très facile.

J'ai aussi, sur les conseils du Dr Despax, fait des marques en passant sous la peau une aiguille avec un fil imbibé d'encre de Chine. Les dernières nouvelles que j'ai eues de ces Anguilles datent du 3 mars et les marques étaient encore visibles chez toutes.

Au commencement de janvier, j'avais continué mes essais au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris dans le laboratoire d'ichthyologie du professeur Roule.

Trois Anguilles tatouées par le procédé de la scarification sont mortes pendant les grands froids trois semaines après l'opération. La cicatrisation était complète et les marques tout à fait visibles.

Les deux procédés semblent donner de bons résultats, mais il faudrait garder les Anguilles tatouées pendant quelques temps pour être tout à fait sûr que les marques ne disparaissent pas à la longue.

Il y a quelques jours, j'ai tatoué quelques Anguilles par le procédé en usage chez les troupes coloniales, qui consiste à marquer le dessin à l'encre de Chine sur la peau et de le piquer rapidement avec des faisceaux d'aiguilles. Il faut d'abord débarrasser très soigneusement la peau du mucus en la frottant avec un linge, si l'on veut que cette méthode réussisse.

Les expériences sont encore bien trop récentes pour permettre d'affirmer que les tatouages persistent chez l'Anguille. Cependant, même si les marques de tatouage ne résistent que pendant deux mois, cette méthode peut rendre des services pour l'étude de l'Anguille argentée ou d'avalaison.

J'ai l'intention de continuer ces recherches et de perfectionner ces méthodes.

Tome 36, nº 11. — Mai 1929.

Communication faite
a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse,
tenue a Genève les 16 et 17 mars 1929.

Die Dotterresorption des Cephalopodenembryos und die Funktion der embryonalen Leber.

von

A. PORTMANN

(Zoologische Anstalt der Universität Basel.)

Mit 1 Textfigur.

Die Entwicklungsstufen eines Organismus sind nicht nur Stadien auf dem Weg zur endgültigen, reifen Form, nicht nur «Embryonen», sondern vollwertige Lebewesen mit allen Funktionen eines tätigen Organismus. Es ist deshalb eine besonders reizvolle Aufgabe der Entwicklungsphysiologie, zu verfolgen, in wie verschiedener Weise im Laufe der Ontogenese dieselbe Aufgabe, die der Ernährung z.B., gelöst wird. Besonders drastisch werden die Sonderbedingungen des Embryonallebens bei jenen Tiergruppen, deren Eier mit Massen von Nährstoffen überladen sind, und einer der eigenartigsten Fälle ist wohl der der Cephalopoden. Die Dottermasse hat bei den Tintenfischen keinerlei Beziehung zum Verdauungssystem. Der Darm entsteht über und unter dem Dotter; dieser ist von einer syncytialen Zellschicht, der Dottermembran, umgeben, die aber nichts mit den Bildungszellen des Darms zu schaffen hat. Noch ein anderer Umstand ist für die Entwicklung der Cephalopoden charakteristisch: In der Frühzeit des Embryonallebens liegt die Hauptmasse des Dotters ausserhalb des Keims; nur ein geringfügiger Teil bildet einen innern Dottersack. In vorgerückteren Stadien aber nimmt diese innere Dottermasse auf Kosten der äusseren auffällig zu, sodass aus dem äusseren schliesslich ein innerer Dottersack wird, der sämtliche Organe des Hinterleibs zusammenpresst.

Die merkwürdige Tatsache, dass die Dotterresorption der Tintenfische nicht kontinuierlich durch einen bestimmten Mechanismus erfolgt, hat mich angeregt, den Vorgang im Einzelnen zu verfolgen.

Bobretzky hat zwar schon 1877 entdeckt, dass der ganze äussere Dottersack von einem Blutsinus umgeben ist; er und nach ihm Faussek nahmen an, dass der Dotter durch das Blut den wachsenden Organen zugeführt werde. Korschelt und Heider vertraten dagegen in ihrem klassischen Lehrbuch den Standpunkt, dass der Dotter direkt in den Mitteldarm übergehe, der auf einem sehr beschränkten Bezirk dem inneren Dottersack anliegt.

Die Beobachtungen und Versuche am lebenden Tier zeigten mir, dass in den frühen Embryonalperioden ein geordneter Blutkreislauf die Dotterresorption vermittelt. Regelmässige Kontraktionswellen laufen über den Sinus des äusseren Dottersacks von der dorsalen nach der ventralen Hälfte; das mit Nährmaterial beladene Blut wird ventral durch ein langes Gefäss in den eigentlichen embryonalen Kreislauf eingeführt. Es durchläuft diesen von der Hohlvene an, kreist in den Herzen, gelangt in den Kopfsinus und von dort durch zwei dorsale Gefässe wieder in den äusseren Dottersacksinus. Die muskulösen Wandungen dieses Sinus stellen ein eigentliches « Larvenherz » dar.

Nun wird aber durch die Ausbildung der Armbasis und der starken Muskulatur des Mundfelds allmählich die Verbindung des embryonalen Gefässsystems mit dem äusseren Blutsinus unterbrochen, und die noch immer sehr grosse äussere Dottermasse kann durch den Blutstrom nicht mehr dem Embryo zugeführt werden. — In dieser Periode fällt gerade die Bildung des grossen inneren Dottersacks: die Verlagerung der Hauptdottermasse von aussen nach innen. Man hat fast als selbstverständlich angenommen, dass es die Kontraktionen des äusseren Dottersacks seien, die allmählich den Dotter ins Innere pressen. Die genaue Prüfung zeigt aber sogleich die Unmöglichkeit dieses Vorgangs: einmal laufen die Kontraktionen wellenförmig um den äusseren Dotter, sodass der Druckausgleich jedesmal einfach nach der andern Hälfte des äusseren Sacks stattfindet, während doch nur synchrone Kontraktion des ganzen Sacks imstande wäre, den nötigen Druck nach innen auszuüben. Und doch muss eine beträchtliche Kraft am Werke sein, sonst könnte der entstehende innere Dottersack nicht alle die wachsenden Organe des Embryos auf einen schmalen peripheren Raum zusammendrängen. Diese Arbeit leisten die Kontraktionen der Mundfeldmuskulatur, die nur während dieser beschränkten Periode spezielle regelmässige Bewegungen ausführen, durch

die der Dotter in kleinen Portionen vom äusseren Sack abgeschnürt und nach innen gepresst wird. Das Organ, das die Dotterzirkulation unterbindet, schafft auch den inneren Dottersack !

Der Dottersack ist auf den frühesten Entwicklungsstadien auch im Innern des Embryos von einem Blutsinus umgeben. Dieser wird langsam durch ein Gefässnetz ersetzt, das eine Zeitlang noch die Resorption des Dotters vermittelt. Aber beim Wachstum des inneren Sacks verschwinden diese Gefässe bis auf unscheinbare Spuren, die niemals die Ernährung des Keims vermitteln können. Wie erfolgt in diesen späteren Stadien die Dotterresorption ?

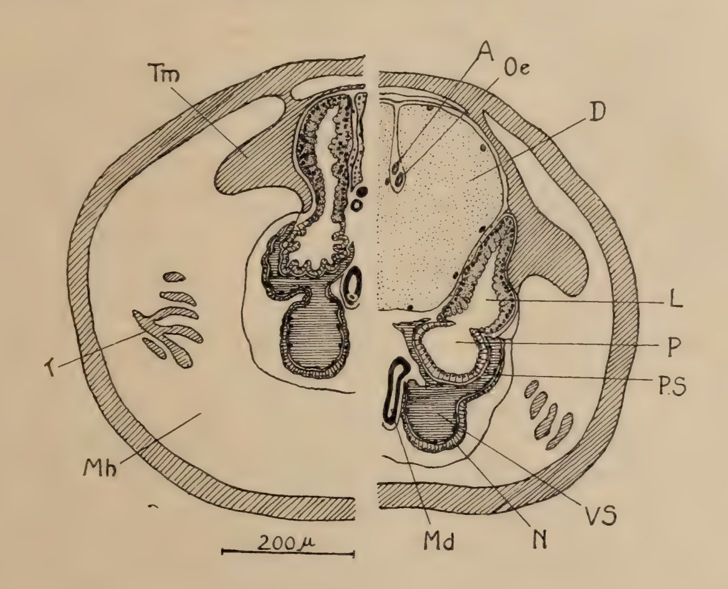


FIG. 1.

Querschnitte durch *Loligo*-Larven im Gebiet von Leber und Pankreas. Die rechte Hälfte stellt ein jüngeres Stadium mit viel Dotter, die linke ein älteres nach völliger Dotterresorption dar. A = Aorta, D = Dotter, K = Kieme, L = Leber, Md = Mitteldarm, Mh = Mantelhöhle, N = Niere, Oe = Oesophag, P = Pankreas, PS = Blutsinus um das Pankreas, Tm = Trichtermuskel, VS = Venenschenkel.

Diese Frage habe ich gemeinsam mit Fräulein A. BIDDER, aus Cambridge, untersucht[1], und wir sind zum Ergebnis gelangt, dass

[1] PORTMANN und BIDDER, in *Quart. Journ. Microscop. Science*, Vol. 72, 1928. Diese Arbeit enthält auch alle nötigen Litteraturhinweise.

es die embryonale Leber ist, die das Blutgefässystem in seiner Funktion als Dotterorgan ablöst. Die Cephalopodenleber entwickelt sich in Gestalt zweier Schläuche von anfangs rundem Querschnitt vom Mitteldarm aus und wächst in cephaler Richtung zu beiden Seiten des inneren Dottersacks aus. Sie wird beim Wachstum des letzteren stark komprimiert; bei der späteren Differenzierung aber nimmt sie genau den Raum des schwindenden Dottersacks ein. Verschiedene Beobachtungen beweisen die Beteiligung der Leber an der Ueberführung des Dotters zu den Organen der Larve.

1. Während zu Beginn der Leberbildung Dottersyncytium und Leber durch Mesodermzellen getrennt sind, werden diese allmählich immer spärlicher und auf weite Strecken treten Leber und Dottermembran in engsten Kontakt, sodass nur ganz vereinzelt noch Mesodermzellen sich zwischen beide Organe einschieben.

2. Verschiedene Färbungsversuche ergeben einen histologischen Unterschied in der Struktur der Dottermembran dort, wo sie der Leber anliegt gegenüber den Flächen, wo sie keine Beziehung zur Leber zeigt. Diesem Färbungsunterschied muss ein Funktionsunterschied zugrundeliegen, der vielleicht nur quantitativ aber auf alle Fälle ganz beträchtlich ist.

3. Wie mir A. Bidder soeben mitteilt, zeigen Versuche, durch Ciaccio's Methode Lipoide nachzuweisen, interessante Verhältnisse. Während sich mit den üblichen Methoden im Dotter keine Fette oder Lipoide nachweisen lassen (ein Verhalten, das übrigens sehr auffällig ist), gibt Ciaccio's Methode im Dottersyncytium feinste Tröpfchen und ebensolche grössere Tropfen in den Zellen der Leber. Im Einzelnen sind diese Untersuchungen noch nicht spruchreif; aber sie zeigen schon jetzt, dass die Leber offenbar Stoffe aufnimmt, welche das Dottersyncytium aus dem Dotter herstellt[1].

Während dieser späten Periode des Dotterabbaus beobachtet man am inneren Dottersack lebhafte Kontraktionen. Das histologische Studium zeigt, dass sie von Muskelfibrillen herrühren, die sich an der dem Dotter zugewandten Seite des Dottersyncytiums bilden. Die Potenzen dieser Membran sind also nicht auf das Vermögen des Dotterabbaus beschränkt; sie lässt sich mit den entodermalen Epithelmuskelzellen der Coelenteraten vergleichen.

[2] Nach brieflicher Mitteilung mit freundl. Erlaubnis von Frl. A. Bidder.

Die Tatsache, dass die embryonale Leber an der Dotterresorption beteiligt ist, stellt eine neue Frage: wo wird jetzt der verwandelte Dotter ins Blutgefässystem aufgenommen? Die Beobachtungen zeigen, dass die Gefässversorgung der Leber viel zu gering ist, als dass hier das Nährmaterial ins Blut übertreten könnte. Anderseits steht die Gewebedifferenzierung der übrigen Darmteile, des Coecums, des Magens und des Enddarms, bis zum Verschwinden des Dotters auf völlig embryonaler Stufe und die verschiedensten Färbungsmethoden decken keine Spur von besonderer chemischer Aktivität auf, wie sie z. B. für die Leber auf diesem Stadium charakteristisch ist. Unsere Aufmerksamkeit wurde auf den als Pankreas bezeichneten Teil des Leberanhangs gelenkt, dessen Zellen schon frühe ihren embryonalen Charakter verlieren und sich auch deutlich von denen der Leber unterscheiden. Dieses « Pankreas » ist bereits auf frühen Stadien von einem weiten Blutsinus umgeben, der jederseits mit dem Schenkel der grossen Hohlvene in Verbindung steht. Der Blutsinus bleibt bestehen, unsere Abbildung zeigt ihn links bei einer Larve, deren Dotter ganz resorbiert ist.

Die ganze Disposition des Pankreas und seines Blutsinus drängt uns zur Annahme, dass hier die aus dem Leberlumen abfliessenden Nährstoffe (der verwandelte Dotter) ins Blut übertreten.

Die Entdeckung des pankreatischen Blutsinus ist nicht nur für das Verständnis der embryonalen Ernährung wichtig; sie wirft auch neues Licht auf die Funktionen der Darmanhänge des Erwachsenen, die man aus unzutreffenden Vergleichen mit Wirbeltieren als « Leber » und « Pankreas » bezeichnet hat, über deren Funktion aber bis heute keine Klarheit geschaffen werden konnte. Die neuen Tatsachen verändern die anatomische Grundlage, auf der alle bisherigen physiologischen Arbeiten über Verdauung bei Cephalopoden ruhten, und die Untersuchungen über den Dotterabbau sind deshalb der Ausgangspunkt neuer physiologische Studien geworden, mit denen Fräulein Bidder zurzeit beschäftigt ist.

Unsere Schilderung der embryonalen Ernährung gilt vor allem für die Gattung *Loligo*, von denen Embryonen verschiedener Arten untersucht werden konnten. Bei anderen Cephalopodengruppen finden sich Varianten, wie ja auch die relative Dottermenge bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden ist.

Tome 36, nº 12. — Mai 1929.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

Sur les degrés de fertilité dans la descendance d'un croisement interspécifique de Cobayes.

NOTE PRÉLIMINAIRE

par le

Dr Arnold PICTET

(Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève.)

En 1923, nous avons eu en possession deux mâles de l'espèce sauvage de Cobaye de la République argentine, *Cavia aperea* d'Az., qui nous avaient été obligeamment rapportés de Buenos-Aires par M. R. STROHL. Ces deux mâles ont été mis en présence de plusieurs femelles du Cobaye domestique *Cavia cobaya* Marcgr.

L'accouplement se fait facilement. Toutefois les femelles de *cobaya* fécondées par ces deux mâles eurent beaucoup de peine à mettre bas. La raison en est que la pénétration du spermatozoïde d'*aperea* dans l'ovule de *cobaya* a pour effet de provoquer le développement d'embryons beaucoup plus gros que l'embryon habituel des femelles du Cobaye domestique, en sorte que les voies vaginales de ces dernières, au moment de la mise bas, ne peuvent acquérir un élargissement suffisant pour livrer passage au fœtus. Deux cas se présentent alors:

1. La mère résorbe ses embryons;
2. La mère meurt sans pouvoir mettre bas.

Dans le premier cas, une fois la résorption terminée, il semble que la femelle se trouve dans un état parfait pour procréer à nouveau par le fait que la première tentative aurait préparé les voies pour la réussite d'une nouvelle portée. On constate en effet qu'après une première résorption des embryons les femelles sont plus aptes à mettre bas de nouveaux fœtus résultant de la fécondation d'un *aperea*.

De l'un de ces deux mâles d'*aperea*, plus jeune, par conséquent plus vigoureux, il nous fut impossible d'obtenir une descendance, toutes les femelles de *cobaya* qui lui furent données étant mortes prématurément du fait de n'avoir pas pu mettre bas ou de n'avoir pu résorber leurs embryons.

L'autre mâle était assez âgé et, en outre, il n'était pas d'une santé parfaite. Ce sont peut-être les raisons qui, dans ses accouplements avec les femelles de *cobaya*, lui firent procréer de moins gros embryons et facilitèrent la naissance de ceux-ci. Nous obtinrent en effet de ce second mâle 23 hybrides, dont 8 ne furent pas viables, mais dont 15 devinrent de magnifiques produits, excessivement féconds entre eux, ainsi que dans leurs croisements avec des femelles de *cobaya*.

Nous avons étudié le degré de fertilité dans la descendance de ce croisement jusqu'à la F_3, et ce sont les résultats de ces recherches que nous allons résumer. Rappelons au préalable que n'ayant pas eu en élevage de femelles d'*aperea*, nous n'avons aucune donnée sur la fertilité de cette espèce.

Le degré de fertilité a été calculé en se basant sur les trois catégories d'indices suivantes:

1. Le nombre moyen de petits par portée, c'est-à-dire la moyenne des petits calculée par portée et par couples. Toutefois cette indication n'est pas suffisante à elle seule pour déterminer le degré de fertilité. On conçoit en effet qu'une femelle ayant donné, dans une année, 10 petits en deux portées, ne serait pas comparable à une autre ayant eu également, dans le même temps, 10 petits mais en 5 portées; car la production, au bout de 10 portées, serait de 50 petits pour la première et de 20 pour la seconde. Il faut en conséquence considérer encore:

2. La fréquence des portées, c'est-à-dire la durée moyenne s'écoulant d'une mise bas à la suivante. Lorsqu'on laisse ensemble pour une longue durée un mâle et une femelle de *cobaya*, les portées se succèdent régulièrement, par le fait que le père féconde à nouveau sa femelle le jour même de la naissance des petits; on peut ainsi déterminer exactement la durée normale de la gestation. Toutefois il arrive qu'un temps plus long s'écoule d'une portée à la suivante. C'est le calcul des moyennes de la durée entre deux mises bas successives qui détermine la fréquence.

3. Le poids ou le pouvoir de croissance, sont

des indices qui doivent aussi être pris en considération comme indication du degré de fertilité. Les moyennes du poids à la naissance donnent des indications qui, toutefois, doivent être enregistrées avec une certaine réserve, car ce poids dépend pour une part importante des conditions d'élevage de la mère durant la gestation. Tandis que le *pouvoir de croissance* dépend principalement de facteurs d'hérédité. Nous avons calculé le temps que prend chaque individu pour atteindre 500 grammes.

Les calculs destinés à déterminer le degré de fertilité des parents, des hybrides et de leurs descendants, dans le croisement interspécifique *C. aperea* × *C. cobaya*, ont été basés sur les moyennes de fréquence de chaque indice considéré par portées et par couples, et calculés en % du nombre d'individus. D'après ces moyennes il a été dressé les courbes de fréquence. Aujourd'hui nous nous bornons à résumer au tableau p. 210 seulement les chiffres indiqués par les sommets des courbes, nous réservant de publier ultérieurement les résultats complets de ces recherches.

On remarquera que le degré de fertilité de l'une des espèces parentales, *cobaya* (en *inbreeding*), et que le degré de fertilité dans le croisement *aperea* × *cobaya*, ainsi que celui des hybrides, s'expriment par une courbe unimodale, indiquant ainsi un seul mode de fertilité pour chacun.

Les plus fortes fréquences sont atteintes par les hybrides: leurs femelles produisent un nombre de petits par portées supérieur à celui des femelles de *cobaya* en *inbreeding* et également supérieur à celui des femelles de *cobaya* fécondées par le mâle d'*aperea*; les portées des femelles d'hybrides se succèdent plus rapidement que dans les deux autres cas; enfin la croissance des hybrides est plus rapide que celle des *cobaya* (nous n'avons pas de données sur la croissance de l'*aperea*).

Tandis que les fréquences des descendants, dans les générations F_2 et F_3, sont inférieures à celles des *cobaya* et à celles des hybrides. Toutefois une grande amplitude de variation se remarque entre ceux des individus issus de la ségrégation qui témoignent de la plus forte fertilité et ceux qui témoignent de la plus faible. C'est ce que l'on observe nettement d'après les calculs biométriques qui s'expriment par une courbe à deux sommets, dont l'un indique un mode de fertilité égal à celui des *cobaya* (moyenne de 3 petits par portée, de 70 jours entre deux mises bas successives,

	Moyennes du nombre de petits par portées		*Fréquence des portées* durée moy. entre deux mises-bas successives (en jours)		*Croissance* moyennes du nombre de jours pour atteindre 500 gr. (en jours)	
♀ de *cobaya*, en *inbreeding* . .	3.05 : 16.90 %		70 : 54.91 %		(P.) 95 : 12.20 %	
♀ de *cobaya* fécondées par ♂ *aperea*	2.50 : moy.		91 : moy.		(F_1) 65 : 14.90 %	
♀ de F_1 fécondées par ♂ F_1 .	3.80 : 33.33 %		65 : 50 %		(F_2) 75 : moy.	
♀ de *cobaya* fécondées par ♂ *hybrides*	3.60 : moy.		71 : moy.		75 : moy.	
	I	II	I	II	I	II
♀ de F_2 fécondées par ♂ F_2 .	3 : 17.10%	2 : 37.15%	70 : 33.35%	85 : 22.62%	(F^3) 95 : 12.50%	115 : 10.94%
♀ de F_3 fécondées par ♂ F_3 .	3 : 14 %	2 : 33.33%	70 : 34.10%	85 : 22.72%	(F^4) 95 : 12.90%	110 : 9.65%

de 95 jours pour atteindre 500 grammes) et l'autre indique un mode plus faible (2 petits par portée, 85 jours d'intervalle, pouvoir de croissance ralenti à 115 et 110 jours).

Stérilité. Nous avons vu à quel point les femelles de *cobaya* fécondées par les deux mâles d'*aperea* eurent de peine à mettre bas. Cependant aucun cas de stérilité n'a été constaté chez les hybrides. Tandis que parmi les descendants, aux générations F_2 et F_3, à côté des deux classes d'individus dont le degré de fertilité vient d'être analysé, s'en trouve une troisième comprenant des Cobayes stériles ou inféconds, en tout cas improductifs.

La stérilité a été authentiquement constatée dans deux ou trois cas où elle provenait d'une atrophie des organes génitaux secondaires (absence ou réduction du pénis). Les mâles porteurs de ces anomalies devant être encore conservés vivants, nous en ferons l'étude ultérieurement.

A côté d'eux, il se trouve d'autres individus qui semblent inféconds, en ce sens que, depuis plus d'une année qu'ils sont réunis en couples, ils n'ont pas encore procréé; les mâles ne manifestent d'ailleurs aucune attirance sexuelle et sont peut-être des anesthésiés sexuels. Pour le moment il n'est pas possible de déterminer les pourcentages de ces improductifs, car il convient d'attendre encore, afin de se rendre compte si parmi eux il n'y en a pas qui sont simplement des individus à maturité sexuelle retardée. Un cas semblable à celui de Lipchütz a déjà été constaté chez une femelle F_2.

Conclusions.

Les femelles de *C. cobaya* fécondées par un mâle de *C. aperea* témoignent d'une fertilité plus faible que l'espèce *cobaya* elle-même; la production d'hybrides est difficile et leur nombre est relativement peu élevé.

Toutefois les hybrides sont vigoureux, excessivement fertiles, leurs femelles produisant un nombre supérieur de petits par portées et leurs portées se succédant plus rapidement. Les hybrides eux-mêmes ont un pouvoir de croissance accéléré. Ce sont donc des hybrides luxuriants sous le rapport du pouvoir de fertilité.

Ce degré supérieur de fertilité acquis par les hybrides se montre nettement comme étant le résultat de la combinaison de facteurs d'hérédité apportés par les parents *aperea* et *cobaya*, car il se dissocie

dans la descendance, aux générations F_2 et F_3, pour former trois classes d'individus de degrés différents de fertilité:

1. Une classe d'individus stériles, ou à maturité sexuelle retardée ou des anesthésiés sexuels;

2. Une classe d'individus dont le mode de fertilité est égal à celui des *cobaya*.

3. Une classe d'individus dont le mode de fertilité est inférieur.

Ces trois classes se retrouvent dans les mêmes proportions aux générations F_2 et F_3.

Nous constatons donc qu'il s'opère ainsi, dans la descendance du croisement *C. aperea* × *C. cobaya*, une ségrégation du pouvoir de fertilité acquis par les hybrides, une des classes des individus issus de la ségrégation montrant le mode de fertilité du grand-parent *cobaya*, l'autre montrant un mode plus faible.

Nous basant sur ce que nous savons de la disjonction mendélienne, qui reconstitue dans la descendance les caractères des deux grands-parents, nous pouvons formuler l'hypothèse que le mode de fertilité affaibli représenterait celui de l'autre grand-parent, c'est-à-dire du *Cavia aperea*.

Tome 36, nº 13. — Mai 1929.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

Les rayons mitogénétiques : exposé de quelques résultats. (Note préliminaire).

par

André NAVILLE

Genève.

La belle découverte des radiations mitogénétiques due à GURWITSCH, a suscité déjà de nombreux travaux, parmi lesquels il convient de citer, outre les recherches de GURWITSCH et de ses élèves, ceux de FRANK et SALKIND, de SORIN, de RAVIN, de BARON, de WAGNER, de MAGROUX, et récemment les belles observations de REITER et GABOR. Toutes ces recherches sont concordantes; les observations de GURWITSCH mettent en évidence une action indéniable des tissus embryonnaires en pleine activité cinétique sur d'autres tissus embryonnaires placés à courte distance. SCHWARTZ, par contre, dénie toute valeur aux travaux de GURWITSCH et de son école; et répétant l'expérience fondamentale de GURWITSCH sur les racines d'oignon, il n'enregistre que des résultats nuls ou même négatifs. Désirant me rendre compte par moi-même de la valeur des résultats annoncés par GURWITSCH, j'ai été conduit à entreprendre une série d'expériences dont je donne ici les premiers résultats, à vrai dire encore insuffisants, mais qui m'ont parus cependant significatifs.

Expériences.

1º Une Grenouille est immobilisée au moyen de bandelettes et fixée sur une planchette de liège. En face de l'œil droit, à une distance de $1^{mm}\frac{1}{2}$ de la cornée est fixé un faisceau de racine d'oignon (une quinzaine dont les extrémités affleurent toutes au même niveau). L'animal reste en place 1 heure, puis la tête est tranchée et les cornées fixées de suite sont ensuite préparées *in toto* après

coloration. Les cinèses de chaque cornée sont numérées. Les résultats sont les suivants:

Œil témoin Nombre de cinèses	Œil exposé Nombre de cinèses	Excédent du nombre de cinèses	% en plus du côté exposé
72	93	+ 21	29,03 %
138	254	+ 116	31,16 %
66	50	— 16	— 24,24 %
98	131	+ 33	33,67 %
69	98	+ 29	42,03 %
45	89	+ 44	97,55 %
		Moyenne:	42,3 %

Au bout d'une heure, l'action des racines d'oignon se fait déjà sentir très nettement et dans tous les cas, sauf 1, le côté irradié présente un nombre plus grand de cinèses (en moyenne 42,3 % en plus).

2º Les Grenouilles sont traitées comme précédemment, mais la durée d'exposition est de 2 heures. On observe alors les résultats suivants:

Œil témoin Nombre de cinèses	Œil exposé Nombre de cinèses	Excédent du nombre de cinèses	% en plus du côté exposé
370	373	+ 3	0,81 %
230	314	+ 94	41,74 %
308	386	+ 78	25,32 %
149	214	+ 65	43,62 %
51	72	+ 21	41,17 %
222	451	+ 229	103,15 %
		Moyenne:	42,2 %

Au bout de 2 heures l'action est sensiblement la même, mais tous les cas observés sont positifs.

3º Dans une troisième série d'expériences, j'ai utilisé comme inducteur des faisceaux de racines d'oignon coupées au même niveau près de l'extrémité de la racine. Ces faisceaux de racines viennent buter contre une petite vitre de quartz, de 20 à 30 μ d'épaisseur, enchassées dans un écran fixé à 1mm½ de la cornée

de la Grenouille en expérience. Je n'ai eu jusqu'ici le temps de ne faire que deux numérations qui sont toutes deux positives. La durée d'exposition a été de deux heures. Les résultats sont les suivants:

Œil témoin Nombre de cinèses	Œil exposé Nombre de cinèses	Excédent du nombre de cinèses	% en plus du côté exposé
182	295	+ 113	62,31 %
165	318	+ 153	92,73 %
		Moyenne:	77,52 %

On peut voir d'après ces premiers résultats, encore bien fragmentaires, qu'une exposition d'une à deux heures produit une action indéniable sur le nombre de cinèses observés. La méthode de numération est très précise et le coefficient d'erreur ne doit certainement pas dépasser 3 à 4 %.

Il est intéressant de remarquer que Schwartz a utilisé dans ses expériences des expositions de plus longue durée (5, 6 et 7 heures). Il est possible qu'au bout d'un certain temps d'exposition toutes les cellules susceptibles de se diviser soient entrées en cinèse, auquel cas il doit se manifester un fléchissement dans la courbe cinétique qui fait tomber cette dernière au-dessous de la normale. C'est ce point que les expériences actuellement en cours me permettront probablement de résoudre.

Tome 36, nº 14. — Mai 1929.

Communication faite
a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse,
tenue a Genève les 16 et 17 mars 1929.

Ueber das Hörvermögen der Kohlweissling-Raupe (*Pieris brassicae* L.)

von

Leo BAIER und **H. ERHARD**

Freiburg (Schweiz).

Im Jahre 1925 beobachtete der Eine von uns (Erhard) im Freien, dass die Raupe des Kohlweisslings auf Klatschen mit den Händen oder einen plötzlich ausgestossenen Laut auf 1 bis 10 Meter Entfernung durch Emporheben ihres Vorderkörpers reagiert. Die Reaktion erfolgte auch, wenn sich der Beobachter auf Kissen oder Matratzen stellte oder wenn er die Kohlblätter mit den Raupen auf Kissen isolierte. Die Möglichkeit der Uebertragung von Stosswellen durch den Boden war also ausgeschaltet. Nicht alle Raupen beantworteten den Reiz. Auch schien es, als ob an verschiedenen Tagen und zu verschiedenen Tageszeiten die Reaktion der antwortenden Raupen nicht immer gleich stark gewesen sei. Die reagierenden Raupen gehörten den verschiedensten Altersstufen an. Der Antwortreflex konnte, wenn die Reize sich in einem Abstand von mindestens fünf Sekunden folgten, oft minutenlang nach jedem Reiz regelmässig erfolgen. Nur, wenn die Reize in noch kürzeren Abständen einander folgten, « übersprangen » die Tiere den einen oder anderen Reiz, antworteten schwächer oder hörten schliesslich, wenn sich die Reize zu oft und zu schnell folgten, ganz zu reagieren auf.

Die Stärke der Reaktion richtete sich nach der Stärke des Reizes. Dabei reagierten die Tiere immer am besten auf einen rasch und plötzlich vorgestossenen kurzen Laut. Sang man dagegen mit ganz allmählich anschwellender Stimme langgezogen einen Vokal, so waren es nur noch einige Raupen, die sich, und zwar schwach, bewegten. Wenn man die gleiche Bewegung wie beim Klatschen

machte, die Hände aber nicht zur Berührung brachte, reagierten die Tiere nicht, ein Zeichen, dass es nicht die Bewegung der Hände und der dadurch hervorgerufene Luftzug sein konnte, der die Tiere reizte.

Die Beobachtungen an der Kohlweissling-Raupe mussten plötzlich abgebrochen werden; sie wurden dann im Sommer 1928 durch den Anderen von uns (Baier) mit besseren Methoden an einem grösseren Material wiederholt, und es wurde durch ihn der Versuch gemacht, den Sitz des Gehörs zu bestimmen.

Baier benützte nicht zu tiefe Töne der menschlichen Stimme, Klatschen, eine Fahrradglocke, Pfeifen mit einer gewöhnlichen Pfeife und mit der Galton-Pfeife, sowie die Töne der Violine als Reiz. Der Experimentator isolierte sich und die Versuchstiere auf Kissen, oder er hing die Kohlblätter mit den Raupen freischwebend an Ballons auf. Die Raupen konnten ihn nicht sehen, auch wurde darauf geachtet, dass der Luftzug nicht vom Experimentator zu den Tieren ging. Ausser den oben angegebenen Beobachtungen stellte Baier noch folgendes fest:

Auf einen sehr starken Reiz heben manche Raupen nicht nur den Vorderkörper, sondern auch das Abdomen. Dieser « Doppelreflex » (Aufheben von Vorder- und Hinterkörper gleichzeitig) wurde bis zu sieben mal hintereinander beobachtet. Der einfache Reflex erfolgte im Höchstfall 75 mal hintereinander. Wenn auch bei zunehmender Frequenz der Töne einzelne Raupen den einen oder anderen Reiz « übersprangen », waren im Bestfall doch Tiere unter ihnen, die noch bei einer Frequenz von 132 Reizen in der Minute regelmässig antworteten. Allerdings hielten sie dies nicht eine ganze Minute lang aus. Bei den meisten Tieren löste der Reiz eine sorfortige Reaktion aus; einige Raupen dagegen beantworteten ihn zuweilen erst kurze Zeit hernach.

Alle Altersstadien von Raupen zeigten den Reflex, der erst einige Tage vor ihrem Tod unterblieb. Auch wenn man unmittelbar vor der Tonreizung die Raupen mit dem Finger berührt hatte, gab auf den Ton von 25 Versuchstieren nur eines Antwort. Wurde der Finger ohne Berührung nur genähert, so liessen sich dadurch die Raupen nicht stören.

Die Zahl der Antworten nahm mit der Entfernung des natürlich stets gleich stark geblasenen Galton-Pfeifentones ab. Bei ruhiger Luft und warmem Wetter mittags bewegten sich von 48 Raupen

noch 35 bis 40 Tiere, einzelne auf eine Entfernung von höchstens 14 Meter. Am besten war das Ergebnis am Morgen, wenn die Tiere nachts ausgeruht hatten. So war, nachdem seit dem Abend 15 Stunden lang bis zum Morgen die Tiere in Ruhe gelassen worden waren, das Resultat noch bei 28 Meter Entfernung positiv.

Nach ganz leise beginnenden und nur allmählich anschwellenden Tönen konnte die Antwort ganz ausbleiben. Die untere Grenze der Hörfähigkeit beim Ton der Violine war bei 96 Schwingungen, die obere bei 1700 Schwingungen in der Sekunde. Am ausgesprochensten war die Reaktion auf die E-Saite.

Es galt nun, den Sitz des Gehörorgans bei der Kohlweissling-Raupe zu ermitteln. Baier bemühte sich vergeblich, ein Organ aufzufinden, das denjenigen Organen entspricht, die sonst bei Insekten als Gehörorgane aufgefasst werden. Zerschnitt er die Raupen oder schnitt er Stücke an verschiedenen Stellen aus ihnen heraus, so fielen stets die Reaktionen aus. Er vermutete, die Haare des Körpers könnten vielleicht zur Aufnahme der Töne dienen. Deshalb hüllte er den behaarten Leib der Raupen in Baumwollwatte ein; sofort blieb die Reaktion entweder ganz aus oder sie war viel schwächer und betraf nur den Kopf und die beiden ersten Segmente der Brust. Nach Entfernung der Watte verlief die Reaktion wieder normal. Die Vermutung, das eingewickelte Tier hätte nur deshalb nicht reagiert, weil es sich in dieser Lage nicht wohl fühlte, lässt sich natürlich nicht ganz von der Hand weisen. Gegen sie spricht freilich, dass sich die Raupe bei dieser sehr schonenden Behandlung sonst anscheinend wohl fühlte und kurz nach der Befreiung wieder normal reagierte. Da doch das eine oder andere eingewickelte Tier noch, wenn auch nur gering, reagierte, glaubt Baier, dass vielleicht das eine oder andere Haar nicht ganz von Watte umschlossen war.

Leider konnten die Versuche nicht weiter fortgesetzt werden. Die Raupen, die sowieso schon der zweiten Generation angehörten, gaben am nächsten Tage selbst auf starkes Pfeifen keine oder kaum eine Antwort mehr. Gegen die sonstige Gewohnheit der Kohlweissling-Raupen verliessen sie in der nächsten Nacht ihre Futterpflanze und zerstreuten sich an den Wänden des Laboratoriums. Tags darauf sah man aus ihnen die *Apanteles*-Larven hervorkommen; die Raupen aber lebten noch mehrere Tage.

Wir berichten kurz über unsere Beobachtungen an der Kohl-

weissling-Raupe, weil weder physiologisch bisher von ihrer Hörfähigkeit etwas bekannt war, noch morphologisch an ihr « Hörorgane » beschrieben waren. Auch EGGERS[1] erwähnt in seiner eben erschienenen Monographie über die Hörorgane der Insekten nichts.

Durch Ausschalten aller anderen möglichen Reize, besonders des Stossreizes, haben wir bewiesen, d a s s d i e R a u p e d e s K o h l w e i s s l i n g s z u h ö r e n i m s t a n d e i s t. BAIER will später die Versuche zur Ermittlung des Sitzes des Gehörorgans bei der *Pieris*-Raupe fortsetzen.

[1] EGGERS, F., *Die stiftführenden Sinnesorgane.* Berlin, Bornträger, 1928.

Tome 36, nº 15. — Mai 1929.

COMMUNICATION FAITE
A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE,
TENUE A GENÈVE LES 16 ET 17 MARS 1929.

Le liquide de Cysticerque considéré comme dialysat.

par

W. H. SCHOPFER

(Laboratoire de parasitologie, Université de Genève.)

Le liquide de *Cysticercus tenuicollis* (forme larvaire chez les Ruminants, de *Taenia hydatigena* du Chien) et de Kyste hydatique (forme larvaire de *Taenia echinococcus*) ont déjà été l'objet d'un grand nombre de travaux.

Depuis VON SIEBOLD, qui l'un des premiers parla d'une nature hydropique des cysticerques, et LEUCKART (1848), qui pour vérifier cette hypothèse, fit une analyse exacte quoique partielle du liquide, divers parasitologues et physiologistes ont recherché, d'une façon plus ou moins précise, la nature et les constituants de cette humeur. Il n'est pas possible de donner ici la liste de ces travaux; il faut cependant remarquer que bien peu de chercheurs se sont astreints à une analyse complète et surtout à une comparaison précise du liquide avec le milieu intérieur de l'hôte. Il est indiscutable que la plupart des corps contenus dans le liquide proviennent de l'hôte du cysticerque; cette démonstration doit cependant être basée sur des chiffres précis; c'est dans ce but que nous exposons ici le résumé de nos recherches.

Le cysticerque se compose de deux membranes; l'une extérieure, produite par la réaction de l'hôte, et de nature conjonctive, l'autre, interne, vésiculaire constituée par le parasite lui-même.

Entre les deux membranes se trouve un liquide épais, riche en protéiques, déjà signalé par BRUMPT; nous l'appelons liquide externe; à l'intérieur de la vésicule le liquide clair et bien connu, que nous appelons interne.

Pour le liquide de kyste hydatique, les Traités de parasitologie

donnent — en résumé — la composition suivante: liquide limpide comme l'eau de roche; densité: 1,007 à 1,015; Δ:—0°,53 à —0°,70; non coagulable par la chaleur et les acides; renferme une substance voisine de la caséine, du chlorure de sodium, du phosphate et du sulfate de sodium, des succinates de sodium et de calcium, quelquefois un peu de sucre et même de l'inosite. [Brumpt (1927), page 547 de son traité.]

Il faut y ajouter encore des substances toxiques mal connues, appartenant au groupe des toxalbumines.

Récemment, Flössner (1924, 1925) indique l'existence de substances telles que: glycogène, bétaïne, bases alloxuriques, acide valérianique, etc.

On y a signalé encore des acides aminés (leucine, tyrosine), ainsi que de la cholestérine.

La créatine, la créatinine, l'acide urique, l'urée, le glucose, l'inosite, les acides aminés n'ont pas été décelées d'une manière définitive; comme le fait remarquer Flössner, les résultats négatifs sont aussi nombreux que les positifs.

L'analyse que nous avons effectuée a trait au liquide de Cysticerque (*Cysticercus tenuicollis*); malgré une analogie évidente avec le liquide de kyste hydatique, il n'est pas certain que nos résultats s'appliquent exactement à ce dernier; la teneur en protéiques semble, par exemple, beaucoup plus élevée dans le liquide de cysticerque que dans celui de kyste hydatique.

Les résultats que nous indiquons, basés sur un grand nombre d'analyses, complètent et confirment ceux que nous avons déjà publiés [1]; dans les cas où il y a divergence entre les résultats actuels et les précédents, ce sont les premiers qui doivent être pris en considération. On ne peut d'ailleurs s'attendre à retrouver — pour toutes les substances — une constance immuable; les résultats doivent être considérés comme des moyennes; seules celles qui sont basées sur un nombre suffisant d'analyses peuvent avoir de la valeur.

[1] Dans une première note, relative à *Cysticercus tenuicollis*, nous avions parlé de membrane cuticulaire et proligère; ces dénominations doivent être réservées au kyste hydatique; pour le cysticerque, il est plus exact de parler d'une membrane externe conjonctive, et de la membrane vésiculaire, interne.

A. Composition chimique.

	Sérum de mouton	Liquide interne	Liquide externe
Δ	$-0°,63$ [1]	$-0°,64$	$-0°,62$—64
n^D 17°,5	1,34763 [1]	1,33580	1,34200
Densité	1,04 [1]	1,001–1,018	1,023
Tens. super.	—	0,757—0,942	—
pH.	—	6,5 env.	7—7,2
Eau	917,44	984	950—960
Solides	82,56	16.	40—50
Cendres	—	8,3—8,7	7,4—8
Protéiques	67,50	5,5	38—40
Réduct. Fehling (en glucose)	— 1,06	1,4	—
Cholestérine	0,89	0,08—0,10	0,30—0,35
Urée	—	0,35	—
Acide urique . . .	—	0,128	—
Créatinine	0,09 [2]	+	+
Hémoglobine . . .	–	0	+
Chlorures tot. . . .	6,37 [1]	7,2	—
P^2O^5	0,23	0,12—0,15	0,22
CaO.	0,12	0,12	0,13
MgO.	0,04	0,06	0,06
Fe^2O^3.	—	0,002	0,002

[1] Déterminations personnelles.
[2] Créatinine + créatine. Folin et Denis, *Journ. Biol. Chem.*, 1914, 17, 491.

Les chiffres relatifs au sérum ont été pris dans le mémoire d'Abderhalden (1898).

Examen des résultats.

1. *Concentration moléculaire.*

Tant pour le liquide interne qu'externe, il y a isotonie parfaite avec le sérum de mouton. C'est sur ce fait que beaucoup d'auteurs, Schilling (1904) en particulier, se sont basés pour identifier le liquide de cysticerque et l'assimiler à un dialysat

2. *Indice de réfraction.*

Il varie avec la teneur en protéique; celui du liquide externe, singulièrement plus riche en protéiques que l'interne, indique un

indice qui se rapproche de celui du sérum de Mouton [Schopfer, 1927].

3. *Chlorures.*

Teneur nettement plus élevée que dans le sérum; nous avons expliqué le fait d'une plus forte teneur en ions Cl,parallèle à une plus faible concentration en protéiques, en faisant intervenir la notion d'équilibre de Donnan. Cet équilibre doit s'établir, directement avec le sang ou la lymphe, ou indirectement, aux dépens de l'épanchement séro-sanguinolent dont le péritoine est le siège; il doit s'établir des deux côtés de la membrane vésiculaire qui, comme nous le montrerons est peu perméable aux protéiques.

4. *Acide urique.*

Ce corps est décelé par la méthode de Folin et Denis, modifiée par Grigaut. Comme la méthode est spécifique et que l'acide urique n'existe pas — ou à dose très faible — dans le sérum de Mouton, il se pourrait qu'il s'agisse d'une substance produite par le parasite [Schopfer 1925].

5. *Urée.*

Dosée par le xanthydrol et l'hypobromite. Sa teneur est variable; quoique l'on puisse admettre qu'une partie de cette urée provienne du sérum de l'hôte, il n'est pas impossible qu'une partie en soit formée par le parasite.

6. *Réduction du liquide de Fehling.*

Contestée par beaucoup d'auteurs; elle est admise lorsqu'il s'agit de kyste hydatique du foie. Nous l'avons trouvée très constante; la présence de glycogène dans la membrane vésiculaire rend plausible la présence de sucre réducteur dans le liquide.

7. *Hémoglobine.*

Constante dans le liquide externe qui prend une teinte rosée, elle manque régulièrement dans le liquide interne, sauf lorsqu'il s'agit d'un cysticerque mort.

8. *Ca O, Mg O.*

Teneur très voisine dans le sérum et les deux liquides.

9. Les substances suivantes: *protéiques*, *cholestérine*, P_2O_5 se trouvent en quantité beaucoup plus faible dans le liquide interne que dans l'externe; elles attestent par avance que la perméabilité des deux membranes est différente et impriment à chaque liquide son caractère particulier.

Nous avons donc quatre groupes de substances:

1. Celles qui ont diffusé et se trouvent dans le liquide à une teneur voisine de celle de l'hôte.
2. Celles dont la teneur est plus élevée.
3. Celles dont la teneur est plus faible.
4. Celles dans la production desquelles le parasite doit intervenir.

B. Perméabilité des membranes.

Les expériences d'anciens auteurs: passage de carmin au travers des membranes [Leuckart 1881], d'encre de chine (Cruveilhier), n'ont pas de signification biologique. Celles de Chauffard et Widal (1891) qui opèrent avec des liquides (urine) et des substances ($SO^4 Cu$) nocives pour le parasite ne nous donnent aucun renseignement sur le comportement *in vivo* des membranes.

Surmont et Dehon (1902) sont les premiers à effectuer des expériences plus significatives en fabriquant des osmomètres avec la cuticule d'Echinocoque; ils observent un passage dans les deux sens, de chlorure de sodium, de glucose et d'albumine. Nous estimons que seules les expériences faites *in vivo* peuvent être prises en considération [Schopfer 1926, 1, 3, 4].

I. *Expériences in vitro;* osmomètres avec membrane externe, conjonctive.

Passage dans les deux sens de: chlorure de sodium, glucose, urée, acide urique, glycocolle, alanine, acide aspartique, peptones albuminoïdes.

II. *Expériences in vivo.*

Les liquides d'expériences (chlorure de sodium isotonique, liquide de Ringer, sérum) sont tous à 37°. A cette température, la membrane vésiculaire a des contractions nettes. Si celles-ci ne se produisent pas, nous éliminons l'animal, tué. — De cette façon nos résultats ont tous trait à des animaux bien vivants.

Une première expérience, avec des sérums de cheval, dilués, normaux ou concentrés atteste le passage dans les deux sens de Na Cl.

Les expériences suivantes se font en quatre groupes:

I. *Substance à expérimenter placée dans le milieu extérieur.*

Passage ext.-int. au travers des deux membranes.

II. *Substance injectée dans le liquide ext.*

Passage à l'ext., au travers de la membrane ext., et à l'int., au travers de la membrane vésiculaire.

III. *Cysticerque à sec, dans un vase plat. Substance injectée dans le liquide ext.*

IV. Idem; *Substance injectée dans le liquide interne.*

Dans tous les cas, l'orifice d'injection est maintenu hors du liquide.

Substances étudiées:

1. Sulfate de cuivre (à une teneur inférieure à la dose toxique mortelle).

2. Chlorure ferrique.

Résultats: tant que l'animal est vivant, ces corps passent au travers de la membrane externe, *mais pas ou faiblement au travers de la membrane interne.*

Des expériences contrôles faites avec des cysticerques tués (par la chaleur, l'éther, le chloroforme, l'alcool) montrent au contraire que la membrane vésiculaire tuée laisse passer les substances qui auparavant étaient retenues.

Avec des substances plus complexes, et faciles à déceler, telles que: acide picrique, acide salicylique, et accidentellement, adrénaline, les expériences conduisent au même résultat.

Ces expériences confirment donc les premières observations découlant des analyses (non passage en plus faible passage des protéiques, de la cholestérine (et probablement de la lécithine) ainsi que d'une partie du phosphore (probablement organique), et de l'hémoglobine, cela tant que le cysticerque est vivant.

Gubler observe, et beaucoup d'auteurs l'affirment depuis lui, que lorsque l'albumine est présente dans le liquide de kyste hydatique (elle s'y trouve normalement à une teneur beaucoup plus faible que dans le liquide de cysticerque), le parasite est mort (cité d'après Dévé (1905), p. 138). De même, Dévé (p. 29) cite une observation de Bataille d'après laquelle des hydatides, plongées dans la bile pure ne laissent passer aucun pigment biliaire et seulement des traces de sels biliaires. Ces deux observations ont la même signification que nos expériences.

C. Comportement osmotique.

Les cysticerques vivants sont placés dans des sérums normaux, hypo et hypertoniques (à 37°). Par des pesées régulières nous établissons des courbes d'hypo et d'hypertonie; elles attestent des augmentations et des diminutions de poids régulières, proportion-

nelles aux dilutions ou aux concentrations du milieu [Schopfer, 1926, 2].

teneur en NaCl du milieu ‰	0	2,15	4,37	6,53	8,75	13,12	17,55
Δ du cysticerque (après 2 h. ½)	0	−0°,14	−0°,28	0°,41	−0°,55	−0°,82	−1°,11

Le cysticerque est donc soumis — *in vitro* tout au moins — à toutes les variations de concentration du milieu extérieur.

D. Conclusions.

Le cysticerque se compose de deux liquides et de deux membranes dont les propriétés sont différentes.

La membrane externe conjonctive est très perméable de telle sorte que le liquide externe n'est que transsudé, et très grossièrement dialysé.

La membrane interne, vésiculaire, est beaucoup plus semi-perméable et conditionne la formation d'un liquide interne, de nature dialytique. Sa composition le rapproche des autres dialysats; sa teneur en protéiques lui assigne une position intermédiaire entre le liquide péricardique d'une part, l'humeur aqueuse d'autre part; le liquide de kyste hydatique, par sa très faible teneur en protéiques se rapprocherait plus du liquide céphalo-rachidien.

Quoique le liquide de cysticerque soit de formation pathologique, sa pauvreté en protéiques , en substances grasses, en cholestérine, permet de le rapprocher des *transsudats dialytiques*.

Malgré sa nature dialytique, le liquide contient des substances particulières, témoignage du métabolisme propre du parasite.

Enfin, il paraît peu probable que la pauvreté du liquide en protéiques soit due au fait que le cysticerque s'en nourrit [Guiart, 1922]. C'est à la faible perméabilité de la membrane vésiculaire pour les corps de cette nature qu'il faut rapporter leur absence, ou leur dose minime dans le liquide.

Les détails techniques des expériences, leurs développements paraîtront dans un mémoire plus complet.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1898. Abderhalden, E. *Zur quantitativen vergleichenden Analyse des Blutes.* Zeitschr. für Physiol. Chemie, Bd. 25, S. 65.

1927. Brumpt, E. *Traité de Parasitologie.* Paris, Masson.

1891. Chauffard et Widal. *Recherches expérimentales sur les processus infectieux et dialytiques du foie.* Bull. Soc. med. Hôpit. Paris, 3me série, T. 8.

1905. Dévé, F. *Les kystes hydatiques du foie.* Paris, Rudeval.

1924. Flössner, O. *Neue Untersuchungen über Echinokokkusflüssigkeit.* 1. Zeitschr. für Biologie, Bd. 80, S. 255.

1925. — 2. *Idem.* 2. Bd. 82, S. 297.

1922. Guiart, J. et Grimbert, E. *Précis de diagnostic chimique, microscopique et parasitologique.* Paris, Lamarre.

1848. Leuckart, R. *Beobachtungen und Reflexionen über die Naturgeschichte der Blasenwürmer.* Archiv für Naturgesch., Bd. 1, S. 7.

1881. —— *Die Parasiten des Menschens und die von ihnen herrührenden Krankheiten.* 2. Auflage, Bd. 1, Lief. 2.

1904. Schilling, Th. *Ueber Echinokokkenflüssigkeit.* Zentralbl. für innere Mediz., Bd. 25, 2, S. 833.

1902. Surmont, H. et Dehon, M. *Détermination du point cryoscopique du liquide hydatique. Recherches osmotiques sur la membrane. Déductions pathogéniques.* Echo médical du Nord, T. 10, nº 269.

1925. Schopfer, W. H. *Sur la présence d'acide urique chez le cysticerque.* Compte rendu séances Soc. Phys. Hist. nat., Genève, T. 42, p. 128.

1926. (1) —— *Recherches sur la perméabilité des membranes de cysticerque pour divers sels.* Idem, T. 43, p. 122.

1926. (2) —— *Sur le comportement des cysticerques dans les sérums normaux et hypotoniques.* Idem, T. 43, p. 136.

1926. (3) —— *Recherches physico-chimiques sur les parasites (Cysticerque). Nouveaux résultats.* Idem, T. 43, p. 64.

1926. (4) —— *Sur la perméabilité des membranes de Cysticercus tenuicollis pour le sulfate de cuivre.* Actes Soc. helv. Sciences nat., 2me partie, p. 219.

1927. —— *Sur l'indice de réfraction du liquide de cysticerque et ses variations.* Compte rendu séances Soc. Phys. Hist. nat., T. 44, p. 55.

Tome 36, nº 16. — Novembre 1929.

J. CARL und K. ESCHER
ZOOLOGISCHE FORSCHUNGEN IN SÜD-INDIEN (WINTER 1926-27).

Beiträge zur Collembolenfauna von Süd-Indien

von

Eduard HANDSCHIN

Zoologische Anstalt, Universität Basel.

Mit 52 Textfiguren.

EINLEITUNG.

Im Winter 1926-27 unternahmen Dr. J. CARL und Dr. K. ESCHER eine Reise in die Nilgiri- und Palni-Hills zur zoogeographischen Erforschung dieser im allgemeinen noch wenig bekannten südwestindischen Gebirgszüge. Unter der reichen Ausbeute befanden sich zahlreiche Proben mit Collembolen, die mir in zuvorkommender Weise zur Bearbeitung überlassen wurden, wofür auch an dieser Stelle den beiden Herren mein bester Dank ausgesprochen sei.

So gut man im allgemeinen über die Fauna Indiens unterrichtet ist, so wenig wissen wir bis heute über die für die Zoogeographie so wichtigen niedersten Arthropodengruppen, speziell die Collembolen des Gebietes. Die wenigen in der Literatur zerstreuten Berichte lassen wohl eine sehr reiche Faunula erwarten. Doch gestatten die spärlichen Angaben über wenige Zufallsfunde in Burma (PARONA 1893)[1], aus der Umgebung von Sikkim und Calkutta (IMMS 1912)[2],

[1] PARONA, C. *Di alcune Tisanuri e Collembole della Birmania.* Atti Soc. Ital. di sc. nat., 1893, vol. 34, p. 123.

[2] IMMS, A. D. *On some Collembola from India, Burma and Ceylon.* Proc. Zool. Soc. London, 1912, p. 80.

Ceylon und Südindien (Ritter 1910)[1] und den Siju-Caves (Carpenter 1917, 1924)[2] nicht, die weiten Maschen dieses Netzes zu einem engern Geflechte, zu einer Fauna von Indien zu verdichten. Sie deuten uns nur einen sehr grossen Reichtum an Formen an und weisen auf eine dankbare Aufgabe späterer Expeditionen, ihr Augenmerk mehr als bisher diesen kleinen, unscheinbaren Insekten zu widmen.

Im ganzen enthielt das Material, das zumeist in der Wald- und Bergregion zwischen 1000 und 2600 m. gesammelt wurde, 27 Arten, von denen 14 als neu für die Wissenschaft aufgefasst werden. Drei Arten des Genus *Salina (Cremastocephalus)* sind bereits bei einer monographischen Uebersicht über die Arten dieser Gattung beschrieben worden[3], worauf an dieser Stelle besonders hingewiesen sei.

LISTE DER AUFGEFUNDENEN ARTEN.

Hypogastruridae:	1. *Hypogastrura armata* Nic.
	2. *Hypogastrura consanguinea* Fols.
Achorutidae:	3. **Linnaniemia indica** n. sp.
	4. **Achorutes indicus** n. sp.
	5. *Achorutes sexpunctatus* Carp.
	6. *Achorutes hirtellus* C. B.
Onychiuridae:	7. *Onychiurus fimetarius* L.
Isotomidae:	8. *Folsomia fimetaria* L.
	9. *Folsomia octopunctata* E. H.
	10. **Proisotoma tridentata** n. sp.
Entomobryidae:	11. *Sinella montana* Imms
	12. *Sinella curviseta* Brook.
	13. *Sira jacobsoni* C. B., var. **indica** n. var.
	14. **Lepidocyrtus cryptocephalus** n. sp.

[1] Ritter, W. *Neue Thysanuren und Collembolen aus Ceylon und Bombay, gesammelt von Dr. Uzel.* Ann. k.k. nat. Hofmus., Bd. XXIV, 1910, p. 379.

[2] Carpenter, G. H. *Collembola. Zool. results of the Abor Exped.* 1911-12. Rec. Indian Museum, vol. 8, 1917, p. 561 .

Id. *Collembola of the Siju Cave, Zaro Hills, Assam.* Rec. Ind. Mus., vol. 24, 1924, p. 285.

[3] Handschin, E. *Collembolen aus Java, nebst einem Beitrag zu einer Monographie der Gattung Cremastocephalus* Schtt. Treubia, vol. 10, 1928, p. 245.

15. **Lepidocyrtus orientalis** n. sp.
16. **Lepidocyrtus indicus** n. sp.
17. **Salina tricolor** E. H. n. sp.
18. **Salina quattuorfasciata** E. H. n. sp.
19. **Salina striata** E. H. n. sp.
20. **Aphysa carli** n. sp.
21. **Aphysa indica** n. sp.
22. **Aphysa fissisetosa** n. sp.
23. **Microphysa escheri** n. sp.
24. **Microphysa semiviolacea** n. sp.
25. *Microphysa lineata* (Par.) Schött.
26. *Heteromuricus cercifer* Imms

Cyphoderidae: 27. *Cyphoderus assimilis* C. B.

SYSTEMATISCHE UEBERSICHT.

1. **Hypogastrura armata** Nic. 1841.

Die cosmopolitisch verbreitete Form fand sich in einer Probe vom Dodabetta (Nilgiris) in 2590 m, wo sie unter faulendem Holze gefunden wurde. Beachtenswert ist die Anwesenheit von zwei andern paläarktischen Formen an der gleichen Fundstelle: *Folsomia fimetaria* und *Isotoma notabilis.* Sie lebten zusammen mit *Linnaniemia indica* und zwei *Achorutes*-Arten. Die indischen Individuen von *armata* sind durchaus typisch und von Tieren anderer Fundstellen nicht zu unterscheiden.

2. **Hypogastrura consanguinea** Fols. 1924.

Eine Probe von Gudalur (Nilgiris), ca. 1000 m, 14.II.1927, enthielt neben 6 *Microphysa lineata* eine grosse Menge *Hypogastrura consanguinea* [1]. Beide Formen sind orientalisch und bis jetzt blos aus Sumatra und Java bekannt.

3. **Linnaniemia indica** n. sp.

Die Gattung *Linnaniemia* wurde von Philiptschenko 1926 [2]

[1] Folsom, J. W. *East Indian Collembola.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, vol. LXV, 1924, p. 505.

[2] Philiptschenko, Jur. *On the Collembola, collected by the expedition of V. A. Dogiel and J. J. Sokolow in British East-Africa.* Rev. Russe Ent., vol. XX, 1926, p. 180.

aus ostafrikanischem Materiale vom Keniagebiet aufgestellt. Sie zeichnet sich durch die eigenartige Struktur des letzten Abdominalsegmentes aus, das als kleiner Anhang zwischen den grossen, seitlich weit vorgezogenen Lappen des Genitalsegmentes (V) zu

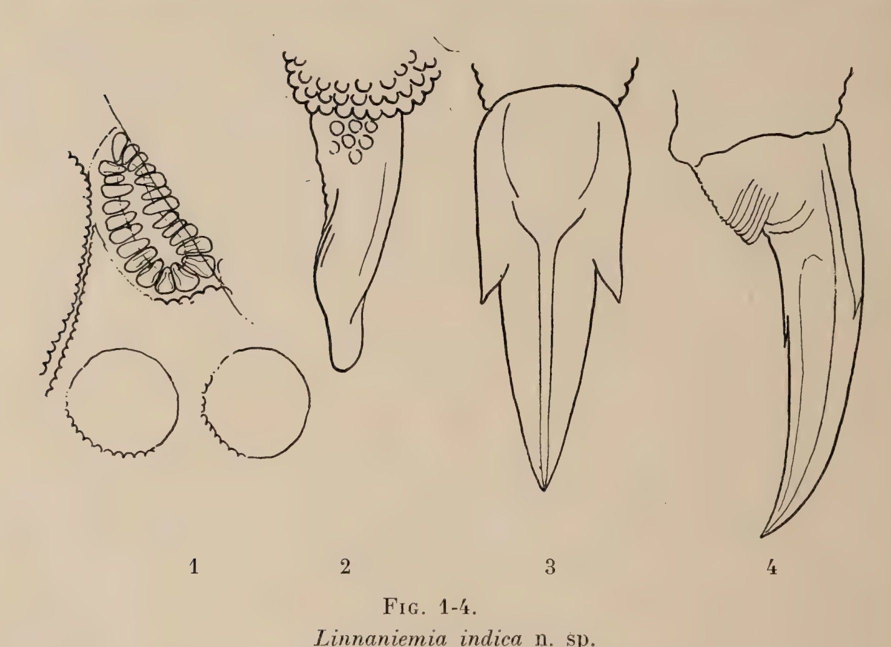


Fig. 1-4.
Linnaniemia indica n. sp.
Fig. 1. Postantennalorgan. — Fig. 2. Mucro. — Fig. 3. Klaue von oben. — Fig, 4. Klaue von der Seite.

liegen kommt. In der Ausbildung von Postantennalorgan und Furka reiht sich die Gattung an *Ceratrimeria* aus dem Oriente an.

F u n d o r t : Dodabetta (Nilgiris), 2590 m, unter faulendem Holz, 5 Exemplare.

D i a g n o s e : Länge, 2mm-2mm,5 ; Breite, 1mm,5 Die Farbe der Tiere ist ein tiefes dunkelpurpur, der Bauch ist weisslich, ebenso die Segmentgrenzen und feine transversale Striche auf jedem Segmente. Jedes Segment ist in der Längsachse unterteilt, sodass die Seiten wulstartig abgesetzt werden. Auffallend ist das kleine lappenartig zwischen die grossen Seitenpartien des V. Abdominalsegmentes eingekeilte letzte Segment. Die Haut ist stark granuliert.

Ant. III und IV sind verwachsen. Das Antennalorgan III ist weit gegen den Apex verlagert und normal ausgebildet, aus 2 gebogenen Sinnesstäbchen und den dazu gehörenden Schutzborsten. Subapical finden wir einen dreilappigen Sinneskolben. Die Sinnesborsten an Ant. IV nicht besonders stark hervortretend. Ommen 8+8. Das Postantennalorgan liegt in einer tiefen Grube und ist teilweise von Tegumentfalten bedeckt. Es ist länglichoval und enthält 20-25 ovale Tuberkel. Seine Gesamtlänge entspricht ca. $1^1/_3$ Ommatidendurchmessern. Die Klaue ist lang und schlank. Sie besitzt zwei starke Lateralzähne und einen feinen Innenzahn. Der Empodialanhang fehlt. Die Furka ist klein. Der Mucro erreicht ca. $^1/_3$ der stark granulierten Dentes. Er ist kahnartig und gegen die Spitze etwas gedreht. Hautgranula sind an seiner Basis noch wahrnehmbar.

Leider gestatten die sehr mangelhaften Figuren der Arbeit Philiptschenkos keinen direkten Vergleich der beiden Formen. Immerhin sei betont, dass bei der afrikanischen Form kein Postantennalorgan gemeldet wird. Auch hier ist dasselbe sehr klein und nur bei starkem Aufhellen wahrnehmbar, da es zudem noch von einer Hautfalte bedeckt wird. Die Gattungsdiagnose wäre demzufolge zu modifizieren und dabei das Hauptgewicht auf die eigentümliche Struktur des Abdomenendes zu legen. Ferner mag als Unterschied von *indica* n. sp. zu *gigas* Philipt. gelten, dass die afrikanische Form 4^{mm} misst und bedeutend kleinere, fast reduzierte Dentes und Mucronen besitzt.

4. **Achorutes sexoculatus** Carp. 1916 [1].

Fundort: Peradenija (Ceylon), 29.XI.1926, Weideland hinter dem Rasthause, unter Steinen bei Ameisen, 3 Exemplare.

Die Bestimmung der verschiedenen tropischen Achorutiden bietet immer noch grosse Schwierigkeiten, da es fast unmöglich ist, die in ältern Arbeiten beschriebenen Arten nach den Angaben und Diagnosen zu bestimmen. Vielfach wurden nur ganz oberflächliche Merkmale hervorgehoben, die heute zu einer Identifizierung nicht mehr genügen, und bei conserviertem Materiale ist gewöhnlich die Farbe völlig verschwunden. Immerhin glaube ich

[1] Carpenter, H. G. *The Apterygota of the Seychelles*. Proc. R. Irish Acad., vol. 33, 1916, p. 29.

in der vorliegenden Form CARPENTERS *sexoculata* wiedererkennen zu können.

Länge der Tiere 3mm-4mm. Farbe der in Alkohol conservierten Tiere bis auf die 3 schwarzen Ommenflecken weiss. Die Antennen sind solang als der Kopf, Ant. III und IV gehen ohne

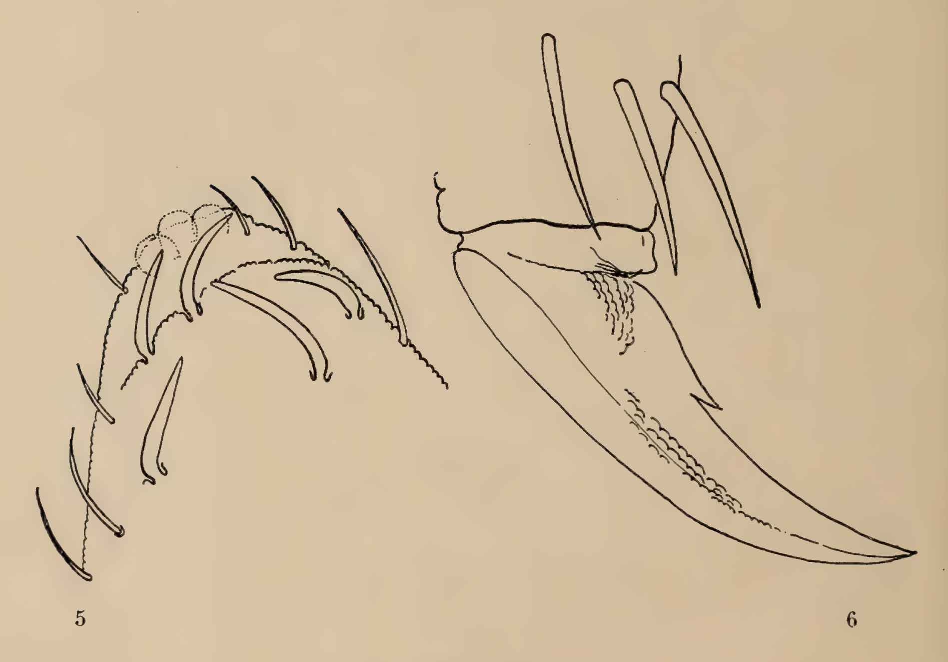


FIG. 5-6.
Achorutes sexoculatus Carp.
Fig. 5. Ende von Ant. IV. — Fig. 6. Klaue.

deutliche Grenzen ineinander über. Ant. IV mit dreilappigem Endkolben und 5 grossen, gebogenen Sinneshaaren. Antennalorgan III typisch, aus 2 Sinnesstäbchen und den Schutzborsten. Ommen 3 jederseits, schwarz pigmentiert mit stark vortretender Cornea. Klaue mit starkem Innenzahn und deutlicher Granulierung an der Basis und längs der Mittelrippe. Die Haare sind lang, nackt und stehen auf schwachen, ungefelderten Segmenthöckern. Die Hautgranula sind klein.

Die Form besitzt somit auch eine gewisse Aehnlichkeit mit der von RITTER beschriebenen *dubiosa* von der gleichen Fundstelle.

Diese besitzt aber an der Klaue keinen Innenzahn und ist nach der Beschreibung nicht mehr erkennbar, weshalb ich die vorliegenden Tiere der gut belegten Art CARPENTERS angliedere.

5· **Achorutes indicus** n. sp.

Fundort: Dodabetta (Nilgiris), 11. I. 1927, unter faulendem Holze, 2590 m.

Diagnose: Länge ca. 2^{mm}. Farbe in Alkohol rein weiss. Ommen unpigmentiert. Haut stark granuliert. Granulation namentlich an den Segmentgrenzen und Falten stark hervortretend. Dazu kommen starke Segmenthöcker, die namentlich am Ende

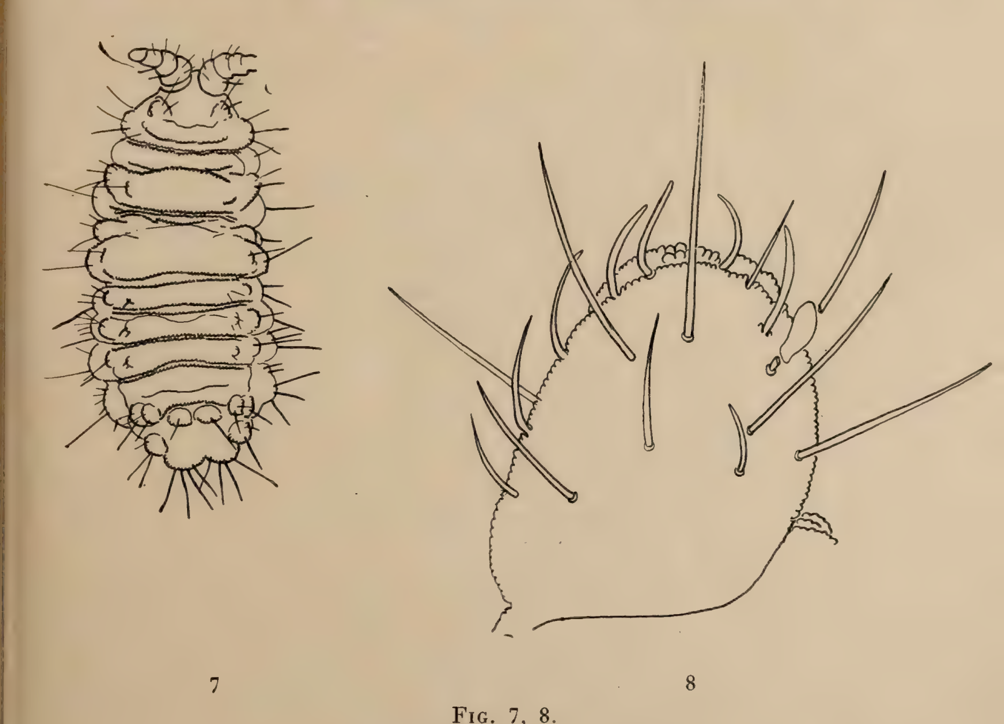


FIG. 7, 8.
Achorutes indicus n. sp.
Fig. 7. Habitus. — Fig. 8. Letztes Antennenglied.

des Abdomens hervortreten. Am Kopfe sind die Ommenhöcker gross, die des Hinterkopfes schwach entwickelt. An Thorax und Abdomen treten die Seitenhöcker hervor, die längs der Mediane

sind oft kaum sichtbar. Charakteristisch sind die doppelten Seitenhöcker auf Abd. IV. Die Grenzen von Abd. V und VI sind verwischt, Abd. V trägt ein inneres Höckerpaar, Abd. VI ist tief zweilappig. Die Höcker sind nicht gefeldert und skulpturiert, die langen Haare sind glatt. Ommen 2 jederseits, pigmentlos. An den kurzen Antennen trägt Ant. IV 8-10 gebogene Sinneshaare und eine vierlappige Endpapille. Seitlich, subapical, kommt dazu ein breiter Sinneskegel. Das Antennalorgan III ist normal ausgebildet. Die Klaue ist einfach, ohne Innenzahn.

6. **Achorutes hirtellus** C. B. 1906 [1].

Fundorte: Coonoor (Nilgiris), 17.XII.26, 1800 m., unter morschem Holze; lebend orangerot, mit gelber Querbinde an Segm. II, III und IV, 6 Exemplare. — Dodabetta (Nilgiris), 11.I.27, 2590 m., unter faulendem Holz, 1 Exemplar.

Die bis jetzt nur von Java gemeldete Form gleicht der vorigen durch das Vorhandensein von unpigmentierten Ommen und die Beschaffenheit der Klauen. Hingegen besitzt sie stark gefiederte Borsten auf stark gefelderten und granulierten Segmenthöckern. Nach den Angaben über die Farbe der lebenden Tiere dürfte auch hier eine deutliche Differenz vorliegen; denn die Färbung der übrigen orientalischen *Achorutes*-Arten wird fast ausnahmslos als ein tiefes purpurrot geschildert. Leider gestattet conserviertes Material darüber keine weitern Schlüsse. Doch ist die Differenzierung der erfassbaren morphologischen Merkmale so charakteristisch, dass über die Zugehörigkeit dieser Form kein Zweifel bestehen kann.

7. **Onychiurus fimetarius** L. 1776.

Fundorte: Kateri-Valley (Nilgiris), 2.I.1927, 1600 m., unter Steinen und in Laub, 2 Exemplare. — Coonoor (Nilgiris), 27.XII.1926, 1800 m., unter Steinen mit Ameisen, 4 Exemplare. — Coonoor, 17.XII.1926, unter Steinen am Weg, 75 Exemplare. — Peradenija (Ceylon), 27.XII.1926, unter Blumentopf, 11 Exemplare.

Die Onychiuriden waren bis jetzt aus dem Tropengürtel nicht

[1] Börner, C. *Das System der Collembolen*. Jb. Hambg., vol. 23, 1906. — Handschin, E. *Ost-Indische Collembolen*, III. Treubia, vol. VIII, 1926, p. 452.

bekannt. Einzig die Meldung OUDEMANS'[1], welcher *fimetarius* im WEBER'schen Materiale auf Sumatra auffand, war bekannt, doch die Identität der Form bezweifelt. Die Tiere aus Indien gehören zweifellos zu *fimetarius*. Sie zeigen einfache Sinneskegel im Antennalorgan III, multituberkulate Höcker im Postantennalorgan, gleiche Verteilung der Pseudocellen und das Fehlen der Analdornen.

8. **Folsomia fimetaria** (L.) (1758) Tullb. 1872.

Diese paläarktisch-nearktische Form fand sich in einer Probe vom Dodabetta (Nilgiris), 11.I.1927, 2590 m. unter faulendem Holze in 2 Exemplaren, zusammen mit der bis jetzt nur aus Java bekannten folgenden Art.

9. **Folsomia octoculata** E. H. 1925[2].

Da wir gerade von den kleinern Formen, die in Moos und Erde leben, aus den Tropen nicht swissen, ist das Auftreten dieser beiden Arten nebeneinander nicht erstaunlich. Systematische Untersuchungen werden sie wohl über den grössten Teil des Gebietes verbreitet zeigen, ähnlich wie die Folsomien bei uns eine überaus weite, ubiquistische Verbreitung besitzen.

10. **Proisotoma tridentata** n. sp.

Fundort: Tandikudi (Palni-Hills), 26.IV.1927, 1400 m. unter Laub im Busch, massenhaft., 52 Exemplare.

Diagnose: Länge 1-1^{mm},5. Farbe dunkelblau, Extremitäten und Bauch weiss; Pigmentierung fein körnig, gegen den Rücken hin stärker ausgeprägt. Ommenfleck schwarz. Segmentgrenzen hell. Das ganze Tier kurz und dicht behaart. Antennalorgan aus 2 kurzen gebogenen Stäbchen und 2 Schutzborsten. Jederseits 8 Ommen. Postantennalorgan etwas grösser als 1 Omma, länglich-oval, mit lateraler Verdickung. Abdominalsegment IV länger als III, V und VI verschmolzen. Klaue schlank, mit Innenzahn im obersten

[1] OUDEMANS, J. Th. *Apterygoten des indischen Archipels*. In: WEBER, M. Zool. Ergebn. Bd. I, 1890, p. 73.

[2] HANDSCHIN, E. *Beiträge zur Collembolenfauna der Sundainseln*. Treubia, vol. VII, 1925, p. 226.

Drittel; Empodialanhang mit Lamelle. Basitarsus mit seitlicher Borste. Tibiotarsus mit kräftigem Keulenhaar. Die Dentes sind schlank und stark geringelt, die Mucronen dreizähnig. Der Apical-

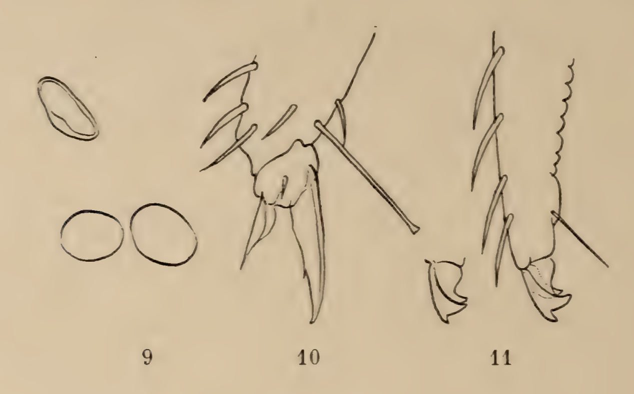


Fig. 9-11.
Proisotoma tridentata n. sp.
Fig. 9. Postantennalorgan und Ommen. — Fig. 10. Klaue. — Fig. 11. Mucro.

zahn ist kurz und gerade, die beiden anderen, Aussenzahn und Antapicalzahn, gebogen und fast auf gleicher Höhe stehend, sodass sie schwer differenzierbar sind.

Durch die Beschaffenheit des Mucros nähert sich die Form *minuta* Tullb. an; dort ist jedoch kein tibiotarsales Keulenhaar ausgebildet, und die Ringelung der Dentes ist blos angedeutet.

11. **Isotoma notabilis** Schäff. 1896.

Ebenfalls in der Probe vom Dodabetta (Nilgiris), 2590 m., fand sich ein Exemplar einer *Isotoma*, die ich mit *notabilis* identificiere. Sie ist grau und besitzt nur 4 Ommatiden im schwarzen Ommenfleck. *Notabilis* gehörte bis jetzt blos der nördlich circumpolaren Fauna an.

12. **Sinella montana** Imms. 1912.

Fundorte: Kateri-Valley (Nilgiris), 2.I.1927, ca. 1600 m., unter Steinen und in Laub, 5 Exemplare. — Coonoor (Nilgiris), 27.XII.1926, ca. 1800 m., unter Steinen mit Ameisen, 6 Exemplare.

Länge der Tiere ca. 2mm. Sie sind völlig pigmentlos und blind. Körper dicht mit weissen gefiederten Borsten besetzt. An Th. II und am Ende des Abdomens befinden sich längere Spatelborsten, eine Collerette und einen Analtuff bildend. Abd. III : IV = 1 : 3. Die Klaue ist schlank und besitzt 2 starke basale Innenzähne, deren Spitze auf gleicher Höhe stehen. Innenrand mit 2 Zähnen in ½ und 3/4 basal-apical Distanz. Empodialanhang eher kurz, mit grossem, flügelartigem Aussenzahn. Spürhaar des Tibiotarsus vorhanden, jedoch schwach und nicht gekeult. Dentes lang, schlank, dorsal mit langen plumösen Haaren bedeckt. Mucro sichelförmig, stark gebogen, mit dünnem Basaldorn.

Die Form wurde von Imms 1910 im Himalaja (Badrinath, ca. 3500 m.) entdeckt und beschrieben.

13. **Sinella curviseta** Brook. 1882.

Fundorte: Coonoor (Nilgiris), 17.XII.1926, ca. 1800 m., aus Laub und Erde gesiebt, 1 Exemplar. — Ibid., unter Stein bei Ameisen, 20 Exemplare.

Teilweise mit der vorigen, indischen Form und Ameisen vergesellschaftet, fand sich eine weitere *Sinella*-Art, die stark von der vorigen verschieden ist, jedoch mit der Diagnose der in Europa im Norden heimischen *Sinella curviseta* Brook völlig übereinstimmt, die durch das Auftreten von 2 Ommen jederseits, die Klauenbeschaffenheit und die Form der Mucronen sich von den andern Sinellen deutlich abhebt. Die Klauen besitzen nur den untern, grössern Innenzahn, und der Flügelanhang am Empodialanhang fehlt. Die Mucronen sind lang und nicht sichelartig eingebogen. Sie besitzen einen Innenzahn und einen Basaldorn, der fast bis zur Spitze des Mucros reicht, den Innenzahn also weit überragt.



Fig. 12, 13.
Sinella curviseta Brook.
Fig. 12. Mucro. — Fig. 13. Klaue.

Sinella curviseta kennt man bis jetzt aus Finnland, England und Nordamerika. Sie zählt in Finnland zu den Warmhausformen.

14. **Sira jacobsoni** C. B. 1913 [1], var. **indica** n. var.

Fundort: Peradenija (Ceylon), 27-29.XI.26, unter Blumentopf, 3 Exemplare.

Die Tiere stimmen morphologisch völlig mit den 1925 aus der Sammlung des Museums Buitenzorg beschriebenen Individuen überein. Hingegen zeigen sie im Farbkleid markante Differenzen, welche zur Aufstellung einer eigenen Varietät führen.

Farbe strohgelb. Dunkelblau sind Th. II, Abd. II am Hinterrand, III ganz, IV im hintern Drittel. Ferner treten besonders hervor ein Stirnband, dunkle Subcoxen und Coxen an Bein I und II, Femora II und III und Tibien I-III an der Innenseite, und ein distaler dunkler Fleck auf dem Manubrium. Abd. V und VI sind ganz gelblich. Der Hauptunterschied besteht also darin, dass Th. III pigmentfrei ist.

Sehr schwer ist der Basaldorn der Mucronen festzustellen.

15. **Lepidocyrtus cryptocephalus** n. sp.

Fundort: Kukkal-Shola (Palni-Hills), 1.IV.1927 (ca. 1800 m.), unter morschem Holz, 2 Exemplare.

Diagnose: Länge der Tiere 2,^{mm}5-3^{mm}. Farbe strohgelb. Ant. III und IV violett, I und II ganz blass hellviolett wie die Stirn um den Frontalocellus. Ommenfleck tiefschwarz. Dunkelblau sind Abd. I und II, oft auch eine Binde auf III. Abd. IV im distalen $^1/_3$, V und VI ganz dunkelblau. Basale Teile des Manubriums, Subcoxen, Coxen und Trochanteren der beiden hintern Beinpaare sowie die Innenseiten der Femora der gleichen Beine sind blau. Die Behaarung tritt blos an den Extremitäten deutlicher hervor, dürfte aber z.T. abgefallen sein. Auf Abd. IV finden sich in der Mitte lange, feine Bothriotriche. Die Schuppen sind rund, hyalin und häufen sich namentlich an den Segmentgrenzen. Sie finden sich auch an der Furka, den Beinen und auf Ant. I und II. Der Mesothorax ragt sehr stark kapuzenartig vor, sodass der relativ kleine Kopf von oben kaum sichtbar ist. Auffallend kurz sind

[1] Börner, C. *Zur Collembolenfauna Javas.* Tijdschr. v. Entomol., vol. LVI, 1913, p. 44.

auch die Antennen, welche kaum 1 ½ mal solang sind als die Kopfdiagonale; Ant. IV ist ungeringelt. Ant. I: II: III: IV = 10: 15: 12: 21, also total 58. Kopf 40. Körpermasse: Th. II-Abd. VI =

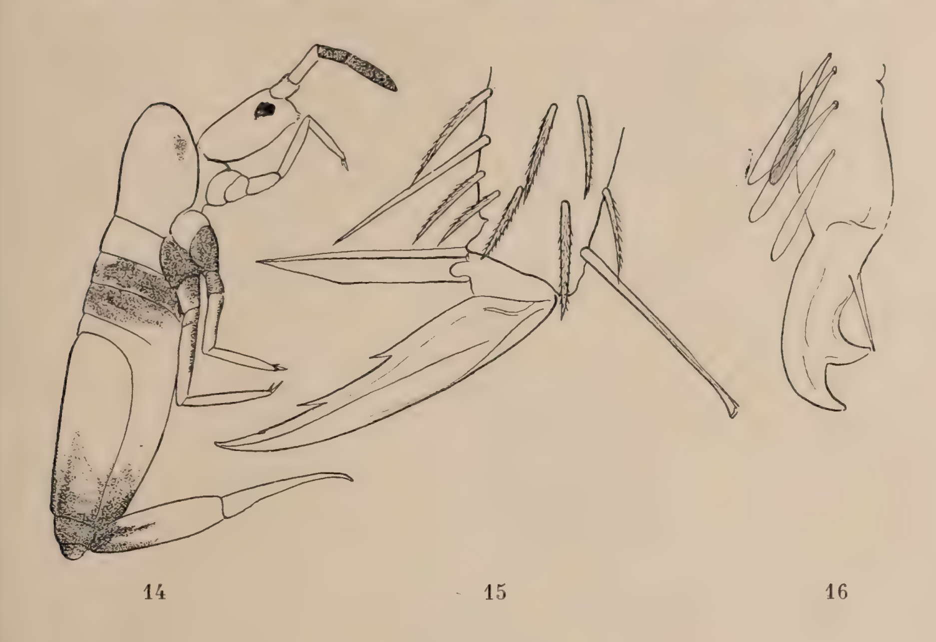


Fig. 14-16.
Lepidocyrtus cryptocephalus n. sp.
Fig. 14. Habitus. — Fig. 15. Klaue. — Fig. 16. Mucro.

40: 15: 8: 9: 10: 62: 8: 5. Klaue mit 2 sehr starken Innenzähnen, Empodialanhang auf der Innenseite abgestutzt. Keulenhaar normal, ihm opponiert eine Spitzborste. Mucro mit grossem Innenzahn und Basaldorn, typisch für die Gattung.

16. **Lepidocyrtus orientalis** n. sp.

Fundorte: Kateri-Valley (Nilgiris), 2.I.1927, ca. 1600 m., unter Steinen und in Laub, 3 Exemplare.— Coonoor (Nilgiris), 27.XII.1926, unter Steinen bei Ameisen, ca. 1800 m., 7 Exemplare. — Bangitappali (Nilgiris), 20.I.1927, 2400 m., 2 Exemplare.

Diagnose: Länge 2,^{mm}5-3^{mm}. Farbe gelblich, Antennen dunkelblau, an der Basis von Ant. I und II etwas heller, gegen die

Spitze hin dunkler. Ommenfleck tiefschwarz. Gesicht, proximale Partien der Beine und die Ränder von Th. II, III leicht diffus violett. Der ganze Körper dicht mit braunen Schuppen bedeckt,

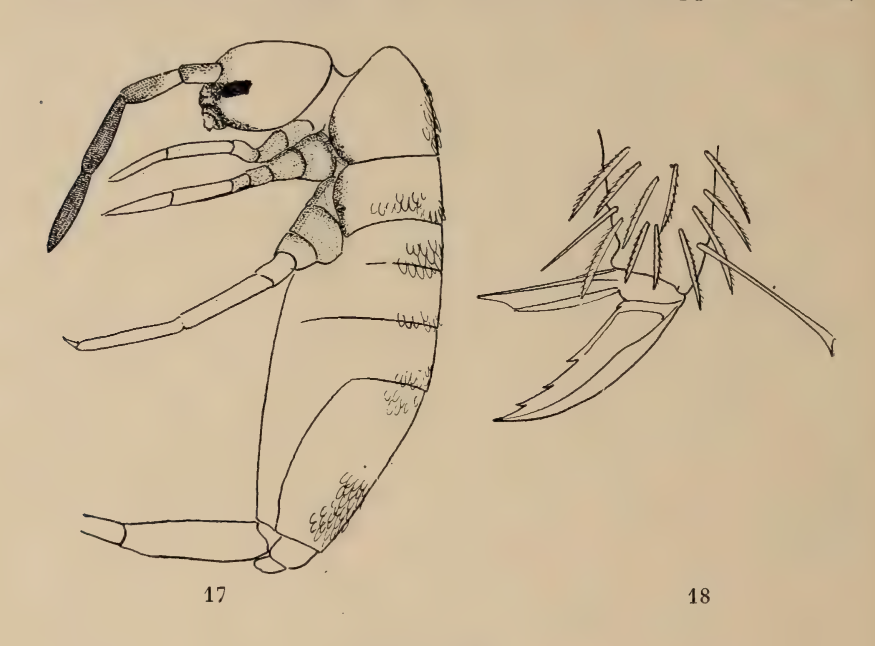


Fig. 17, 18.
Lepidocyrtus orientalis n. sp.
Fig. 17. Habitus. — Fig. 18. Klaue.

die namentlich am Ende von Abd. IV sehr gross werden. Klauen mit 3 Innenzähnen; Empodialanhang lang, $^3/_4$ der Klauenlänge erreichend, Innenkante abgestutzt, scharfkantig. Keulenhaar lang, opponiert eine nackte Spitzborste. Mucro normal.

Die Form, welche durch ihre Grösse auffällt, gleicht auf den ersten Blick unserm gewöhnlichen *lanuginosus* Gmel. Doch weisen namentlich Beschuppung und Bau der Klauen deutlich zu den orientalischen Lepidocyrtinen hin, wo sie in der Nähe von *medius* Schäff. ihren Platz finden wird.

17. **Lepidocyrtus indicus** n. sp.

F u n d o r t e: Attakatti (Anaimalai-Hills), 2.III.1927, ca. 1000 m Wald, Bachufer unter Laub; 2 Exemplare. — Vandaravu-Shola

(Palni-Hills), 6.IV.1927, ca. 2360 m.; 1 Exemplar. — Dodabetta (Nilgiris), 11.I.1927, 2590 m., unter faulendem Holz; 3 Exemplare.

Diagnose: Länge 2^{mm}-$2,^{mm}5$. Farbe der Tiere gelblichweiss. Ommenfleck dunkelblau, daneben schwache Pigmentspuren. Seitenränder von Th. II und III violett, desgleichen hintere Ecke von Abd. IV sternal und tergal, Basis des Manubriums und anstossende Partien von Abd. V. Diffuses Pigment in Spuren an den seitlichen Hinterrändern von Abd. II und III. Tibiotarsus I ganz dunkelblau, Femur III mit distalem dunklem Ring. Abd. III nur $^1/_7$ des folgenden. Klaue lang, schlank, mit 2 starken Innenzähnen und nahe der Spitze mit einem kleinern dritten; Seitenzähne ausgebildet.



Fig. 19-21.

Lepidocyrtus indicus n. sp.

Fig. 19. Klaue. — Fig. 20. Habitus. — Fig. 21. Mucro.

Empodialanhang sehr spitz und vom obern Drittel an abgeschrägt. Keulenhaar lang und stark, von Klauenlänge. Mucro relativ plump, zweizähnig, mit Basaldorn; geringelter Dentesteil nicht besonders scharf abgesetzt. Th. II wie bei *cryptocephalus* stark vorgezogen. Antennen lang.

Die Form dürfte bis jetzt in *L. gardineri* und *imperialis* Carp., von den Seychellen, die nächsten Verwandten besitzen.

Genus **Salina** (Mc.Gill) Fols.

Nach 33 jährigem, unbestrittenem Bestehen der Gattung *Cremastocephalus* ist sie den Prioritätsregeln zum Opfer gefallen. Folsom [1] gelang es, eine verschollene Diagnose Mc Gillivrays zu Originalpräparaten dieses Autors in seiner Sammlung auszugraben und Schötts Bezeichnung damit zu stürzen. Die Gattungsbezeichnung ist demnach in *Salina* Mc.Gill umzuwandeln.

Die 3 Formen dieses Materiales wurden schon 1928 bei Anlass einer monographischen Revision der Gattung « *Cremastocephalus* » veröffentlicht. Sie sind sämtlich für die Wissenschaft neu. Ihre Diagnosen werden deshalb hier in extenso wiedergegeben.

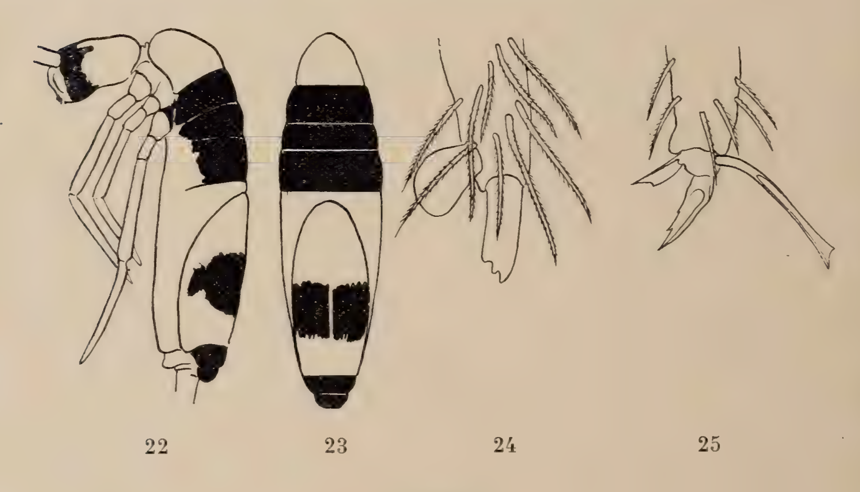


Fig. 22-25.

Salina quattuorfasciata E. H.

Fig. 22. Tier von der Seite. — Fig. 23. Tier von oben. — Fig. 24. Mucro. Fig. 25. Klaue.

18. **Salina quattuorfasciata** E. H. 1928.

Syn. *Cremastocephalus quattuorfasciatus* E. H. 1928.

Fundort: Attakatti (Anaimalai-Hills), 2.III.1927, Wald, Bachufer unter Laub, ca. 1000 m., 3 Exemplare.

[1] Folsom, J. W. *Insects of the subclass Apterygota from Central America and the West Indies.* Proc. U. S. Nat. Mus. vol. 72, 1927.

D i a g n o s e: Länge 2mm. Farbe der Tiere gelblich. Dunkelblau sind der Ommenfleck und eine Binde zwischen den Augen und über die Wangen unter denselben. Th. III, Abd. I und II ganz blau. Mitte von Abd. IV mit breiter Querbinde. Abd. V und VI ganz blau. Extremitäten hell, nur die Enden der Antennalsegmente jeweilen leicht violett. Antennen 1½ mal so lang als der Körper. Ommen 8 jederseits. Klaue sehr klein, nur mit subapicalem Innenzahn. Empodialanhang abgestutzt mit Innenzahn. Das Keulenhaar auf dem Basistarsus 1½ mal so lang als die Klaue, sehr breit und stark. Die Tibiotarsen sind distal sekundär gegliedert und einlegbar. Mucro mit 3 stumpfen Zähnen, etwa von Klauenlänge. Dentale Blasenschuppe gross. Relative Masszahlen : Ant. I: II: III: IV = 25: 37: 29: 41. Krp. = 90. Abd. III: IV = 4: 40.

Die Form gehört zwischen *cingulatus* E.H., von Java, und *bicinctus* C.B., von Japan. Sie unterscheidet sich der ersten gegenüber durch das Auftreten einer weitern dunkeln Binde an Th. II und völlige Eindunklung von Abd. V und VI; bei *bicinctus* C.B. hingegen wird der Kopf ganz schwarz und die letzten Abdominalsegmente pigmentfrei.

19. **Salina striata** E. H. 1928.

Syn. *Cremastocephalus striatus* E. H. 1928.

F u n d o r t: Kateri-Valley (Nilgiris), 2.I.1927, ca. 1600 m., unter Steinen und in Laub; 1 Exemplar.

D i a g n o s e: Länge der Tiere 2,mm5-3mm. Grundfarbe hellgelblich, mit purpurvioletten Flecken über den Körper. Diese bilden 2 Längsbinden, beim schwarzen Ommenfleck beginnend. Eine breitere dunkle Binde geht den Pleurotergitgrenzen entlang, eine schwächere zu beiden Seiten der Rückenmitte. Einige Flecken und Längsstriche finden sich auch in der Rückenmitte; sodass ein System von 5 Längsstreifen entsteht. Die Binden indessen namentlich an Abd. III und IV nicht zusammenhängend, sondern vielfach unterbrochen. Abd. IV distal vor dem Hinterrand mit feiner Querbinde. Abd. VI ganz dunkel. Beine mit dunkeln Ringen, distal an Femur, und in der Mitte und am Artikulationsgelenk der Tibien. Ant. I, II und III distal mit dunkelm Ring. Ant. III und IV violett. Behaarung namentlich an den Extremitäten hervortretend. Klaue mit 3 starken Innenzähnen, Empodialanhang abgestutzt mit

Innenecke. Keulenhaar lang und stark, 1½ mal so lang als die Klaue, auf dem Basitarsus inseriert. Mucro dreizähnig, mit grosser Blasenschuppe auf dem Dentesende. Relative Masse von Krp: Abd. III: IV = 140: 15: 55.

Die Form steht der nachfolgenden sehr nahe und dürfte mit derselben für das indische Gebiet charakteristisch sein.



Fig. 26-28.

Salina striata E. H.

Fig. 26. Tier von der Seite. — Fig. 27. Mucro. — Fig.28. Klaue.

20. **Salina tricolor** E. H. 1928.

Syn. *Cremastocephalus tricolor* E. H. 1928.

Fundort: Coonoor (Nilgiris), 27.xii.1926, ca. 1800 m., aus Laub und Erde gesiebt; 2 Exemplare.

Diagnose: Länge ca. 2mm. Auf den Seiten des gelblichen Körpers zieht sich je eine breite dunkelpurpurne Längsbinde hin, die sich auf Abd. I gabelt und von dort in einer ventralen und lateralen, oft unterbrochenen Binde zum Ende des Abdomens zieht. Auf Abd. VI befinden sich 2 dunkle Flecken, welche nur einen hellen Mittelfleck frei lassen. Ommenfleck schwarz. Von demselben aus geht eine breite gelbbraune Binde über die Wangen und setzt sich jederseits der frei bleibenden Mediane des Rückens von

Th. II bis Abd. III fort. Dort finden sich seitlich kleine, braune und violette Flecke gemischt, ohne eine bestimmte Zeichnung zu bilden. Abd. IV proximal mit brauner Mittelbinde; diese teilt sich im ersten Drittel des Segments und bildet im hintern Teil von Abd. IV einen geschlossenen Ring. Abd. V mit 2 lateralen braunen Flecken. Antennen vom 2. Gliede an blau, alle Glieder mit apicalen dunklern Ringen. An allen Beinen zeigt der Femur distal einen dunkeln Ring, desgleichen die Tibien, wo proximal und am sekundären Gelenk eine Spange auftritt. Die Furka ist farblos. Die Klaue ist normal ausgebildet und besitzt 2 Innenzähne, der distale

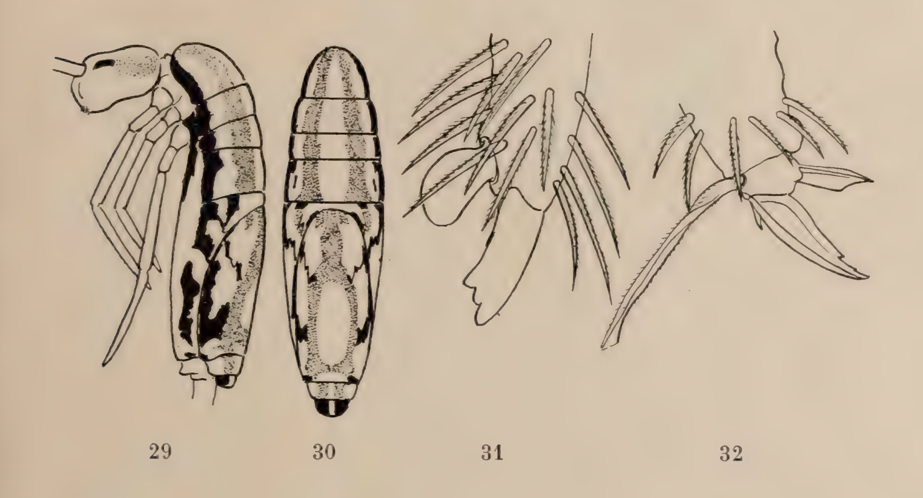


Fig. 29-32.

Salina tricolor E. H.

Fig. 29. Tier von der Seite. — Fig. 30. Tier von oben. — Fig. 31. Mucro.— Fig. 32. Klaue.

schwach entwickelt. Keulenhaar auf dem Basitarsus, 1½ mal so lang als die Klaue. Der Mucro ist lang, schlank, seine Zähne eher spitz, der mittlere sich dem Apicalzahn anlehnend.

Die vorliegende Art ist eine der schönsten *Salina*-Formen, die besonders durch ihre Dreifarbigkeit und Streifung auffällt. Sie ähnelt in der Zeichnung der vorigen, gehört aber in die Gruppe der weitverbreiteten dreifarbigen *celebensis* Schff. hinein.

21. **Aphysa carli** n. sp.

Fundort: Kateri-Valley (Nilgiris), 2.I.1927, 1600 m., unter Steinen und in Laub; 2 Exemplare.

Diagnose: Länge der Tiere 3^{mm}. Grundfarbe gelblich. Tiefblaues Pigment füllt Th. I.-Abd. III, sodass der ganze Vorderkörper samt den Ventraltubus dunkelblau ist. Von gleicher Farbe

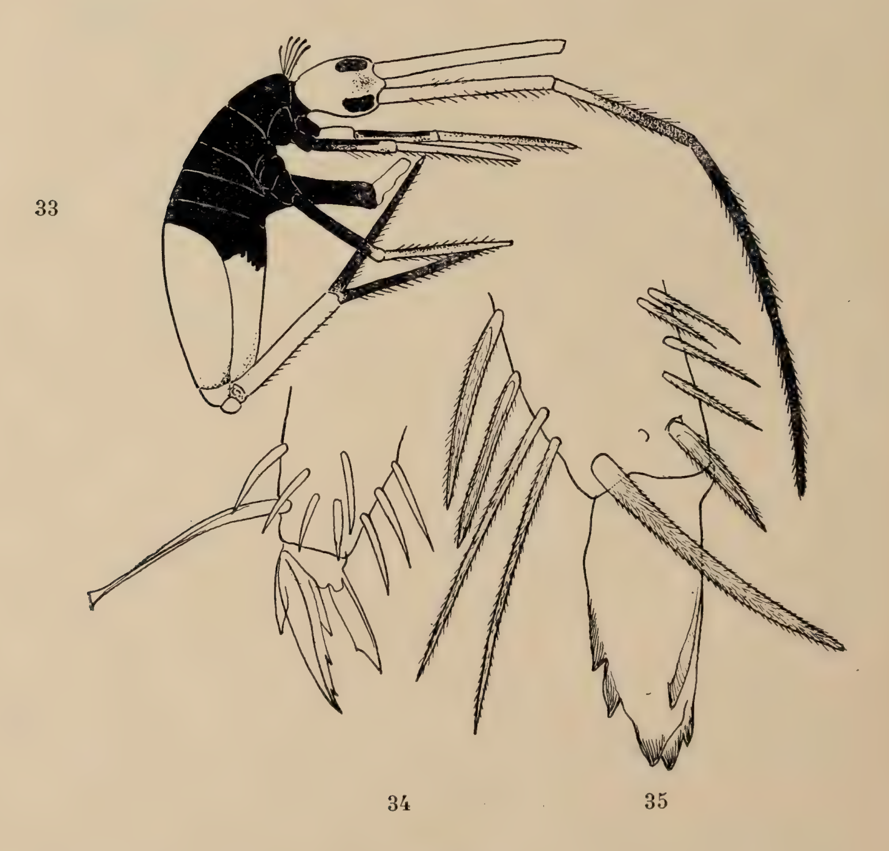


Fig. 33-35.
Aphysa carli n. sp.
Fig. 33. Habitus. — Fig. 34. Klaue. — Fig. 35. Mucro.

sind alle Coxen und Subcoxen, die Trochanteren der beiden hintern Beinpaare, die Femora aller Beine auf der Aussenseite und die Dentes. Ommenflecke schwarz, dazwischen befindet sich ein blauer

Fleck. Die Antenen sind vom 2. Gliede an blau, distal immer stärker eindunkelnd. Diffuses Pigment findet sich auch in den Tibien. Auffallend ist das Eindringen desselben in Klauen und Mucro. Manubrium und Hinterkörper bleiben gelblichweiss. Masse: Ant. A: II: III (+ IV) = 75: 55: 130. K = 38. Th. II: III: Abd. I: II: III: IV: V: VI = 25: 17: 12: 14: 8: 67: 10: 5. Tibien I: II: III = 52: 48: 60. Ma: De = 55: 65. Körper spärlich beschuppt und behaart. Doch dürften die Haare und Schuppen zum grössten Teile ausgefallen sein. Spatelborsten deuten noch auf die Anwesenheit der Collerette. Klaue mit starken Pseudonychien und 3 Innenzähnen, von welchen namentlich der erste stark ausgebildet ist und an die Zähne bei *Pseudosinella* erinnert. Der Empodialanhang besitzt ist eine zahnartige Innenecke, ist fast parallelseitig und innen schräg abgestutzt. Das Keulenhaar ist stark und länger als die Klaue. Die Dentes sind unbedornt. Der Mucro ist gross; er besitzt 4 Zähne auf der Kante, einen grossen Innen- und einen kleinern Aussenzahn; der Blasenanhang der Dentes fehlt.

22. **Aphysa indica** n. sp.

F u n d o r t : Coonoor, 27.XII.1926, ca. 1800 m, aus Laub und Erde gesiebt. 3 Exemplare.

D i a g n o s e : Länge, 4^{mm}-5^{mm}. Grundfarbe bräunlich mit purpurblauen Pigmenteinlagerungen. Kopf ganz blau, Stirn und untere Teile dunkler. Bauch und laterale Partien aller Segmente desgleichen dunkler als der Rücken. An Th. II und III beschränkt sich die Färbung auf die lateralen Segmentränder. Abd. IV im proximalen Drittel mit breiter Querbinde, die vom Vorderrande ausgehend sich in zahlreiche parallele Streifen auflöst. Subcoxen, Coxen und Trochantere aller Beine dunkel, Femora proximal und distal, Tibiotarsen in der Mitte und distal mit dunkelm Pigmente. Antennen II und III mit Basalring, IV mit dunkelm Apicalfleck, sonst hell. Die Behaarung ist stark und dicht, oft schuppenartig verbreitert. Th. II mit Collerette. Ende des Abdomens dichter und länger beborstet (Analtuff ?). Ant. IV geringelt. Klaue gross mit starkem Basalzahn und kleinem Innenzahn. Lateralzähne ebenfalls ausgebildet. Pseudonychien fast von halber Klauenlänge. Besonders auffallend ist das starke, lange, fast auf die Hälfte



Fig. 36-38.
Aphysa indica n. sp.
Fig. 36. Mucro. — Fig. 37. Klaue. — Fig. 38. Habitus.

der Tibiendicke verbreiterte Keulenhaar. Der Empodialanhang ist schmal, einfach. Die Mucronen sind plump. Von den 4 Zähnen

der Innenkante sind der erste basaldornartig ausgebildet, der zweite breit, bandartig entwickelt. Ein grosser Zahn befindet sich auf der Aussen-, ein kleinerer auf der Innenseite. Dentaldornen und Blasenanhang fehlen.

Die Form dürfte mit *travancorica* Imms und *villosa* E. H. näher verwandt sein. Gerade bei der letztern finden wir eine ähnliche Verbreiterung der Spatelhaare des Tibiotarsus, doch treten dazu eigentümlich gabelartige Borsten an Th. II und am Ende des Abdomens.

23. **Aphysa fissisetosa** n. sp.

Fundort: Vandaravu-Shola (Palni-Hills), 6.IV.27, ca. 2360 m,; 3 Exemplare.

Diagnose: Länge der Tiere, 3^{mm}-4^{mm}. Die Grundfarbe ist schmutzig-gelblich. Die Extremitäten mit Ausnahme des Manubriums sind dunkelblau, pigment punktförmig. Ant. I-III sind basal etwas aufgehellt, gegen das Ende zu dunkler. Der Ommenfleck ist schwarz. Stirn und Vorderkopf blau, desgleichen die seitlichen Segmentränder von Th. II bis Abd. II. Abd. II schwach diffus, III ganz dunkel gefärbt. Dies trifft auch für die hintere Hälfte von Abd. IV zu. Abd. V und VI ganz dunkel. Körper dicht beschuppt. Schuppen bräunlich, fein skulpturiert und parallelseitig. Sie fallen namentlich an den Segmentgrenzen durch ihre Grösse auf. Auf allen Segmenten finden sich starke Borsten, die in der vordern Körperhälfte apikal zerschlitzt, also bifid sind. Ventral und gegen die Extremitäten hin dominiert eine feinere und dünne Behaarung. Schuppen finden sich auf den Extremitäten und den Antennen bis auf das 3. Glied. Die Klaue ist normal, mit 3 Zähnen, vôn denen der apicale besonders gross ist. Pseudonychien stark entwickelt, Empodialanhang mit abgeschrägter Innenkante. Keulenhaar nicht besonders stark ausgebildet. Der Mucro ist eher schmal und schlank. Er besitzt 4 Innenzähne, von diesen ist der erste basaldornartig, der zweite und dritte sind einander genähert. Der innere und äussere Flügelzahn von gleicher Stärke, apical etwas verrundet. Dentaldornen und Blasenschuppe fehlen.

Die Form ist besonders durch die eigentümlichen, langen, gespal-

tenen Haare ausgezeichnet, durch deren Anwesenheit sie sich von allen bis jetzt bekannten Formen deutlich unterscheidet. Ihre

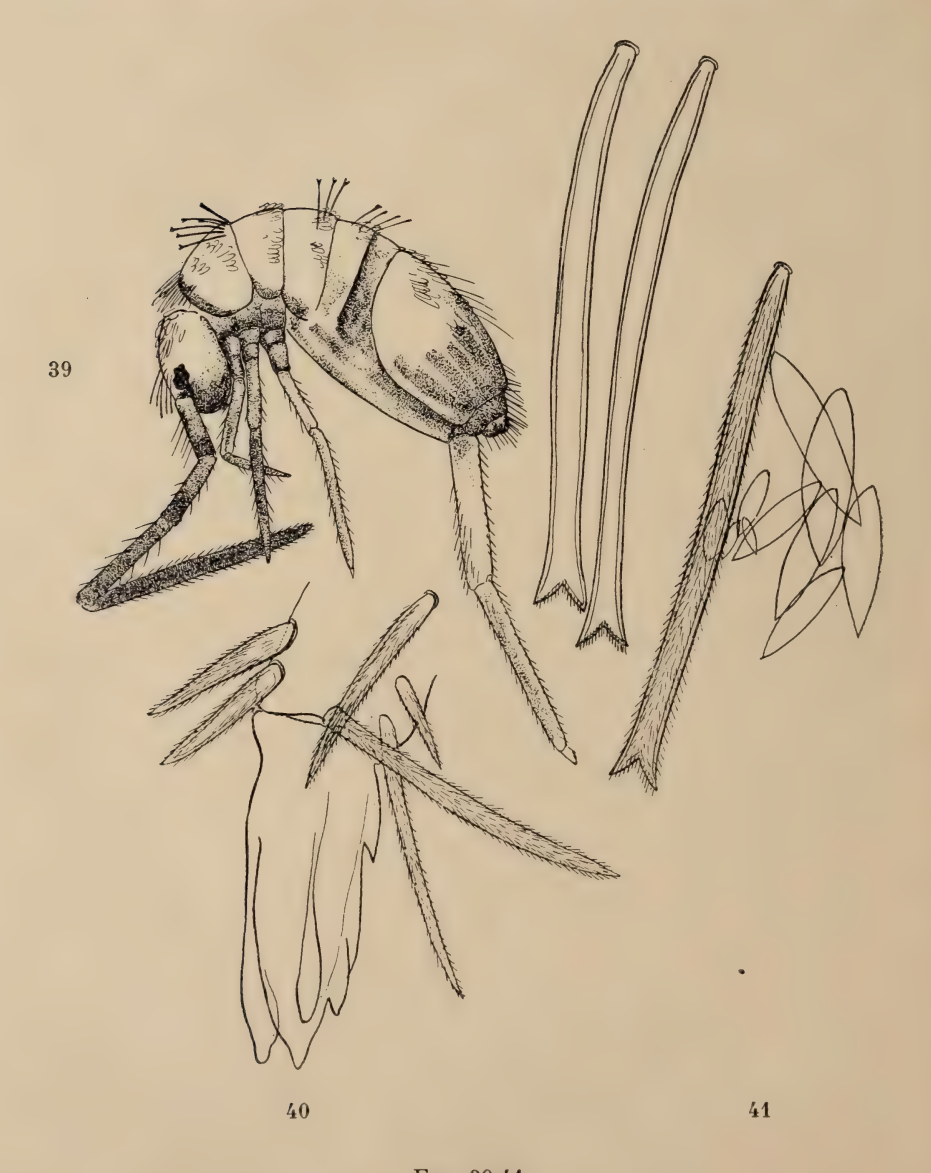


Fig. 39-41.

Aphysa fissisetosa n. sp.

Fig. 39. Habitus. — Fig. 40. Mucro. — Fig. 41. Borsten und Schuppen.

nächste Verwandte ist *villosa* E. H., die bis jetzt blos auf Java gefunden wurde.

24. **Microphysa escheri** n. sp.

F u n d o r t : Attakatti (Anaimalai-Hills), 2.III.1927, ca. 1000 m, Wald, Bachufer unter Laub; 1 Exemplar.

D i a g n o s e : Länge 3mm. Farbe gelblichweiss. Ommen-



Fig. 42-44.
Microphysa escheri n. sp.
Fig. 42. Habitus. — Fig. 43. Klaue. — Fig. 44. Mucro.

fleck und ein Stirnband sind tief dunkelblau. Von gleicher Farbe: Th. II bis Abd. II und der Ventraltubus, Subcoxen und Trochantere der beiden hintern Beinpaare, eine weit unterbrochene Bind in der Mitte von Abd. IV und die distale Ecke von Abd. V. Die Antennen sind violett. An den Beinen die Femurenden, von Bein I und II auch proximale Partien dunkelblau. Das Pigment der Tibien distal eindunkelnd, desgleichen in der distalen Hälfte der Dentes. Antennen defekt. Ant. I dunkel, nur mit basaler Aufhellung. Klaue mit Pseudonychien und 3 Innenzähnen von gleichstarker Ausbildung. Empodialanhang lanzettlich, mit abstehender Spitze im letzten Viertel. Keulenhaar stark und lang. Dentes mit sehr grosser Blasenschuppe. Mucro mit 4 gleichmässigen Zähnen an der Innenrippe, einem kleinen, innern, und einem grossen, zweigeteilten Aussenzahn.

Durch die morphologischen Charaktere sowie das Farbkleid sticht die vorliegende Art so typisch von allen andern bis jetzt bekannt gewordenen *Microphysa*-Arten ab, dass sie als sichere neue Art beschrieben werden darf, wenn schon das einzige, vorliegende Tier defekte Antennen besitzt. Wir dürfen uns zu diesem Schritte umso eher bekennen, als die bis jetzt bekannt gewordenen *Microphysa*-Arten mit wenigen Ausnahmen persönlich durchgesehen werden konnten.

25. **Microphysa semiviolacea** n. sp.

F u n d o r t : Attakatti (Anaimalai-Hills), 2.III.1927, ca. 1000 m. Wald, Bachufer unter Laub, 1 Exemplar.

D i a g n o s e : Länge 2^{mm}. Die Art im Habitus und in der Ausbildung der Zeichnung stark an grössere *Entomobrya*-Arten erinnernd. Grundfarbe strohgelb. Ommenfleck tiefblau, ebenso ein Band zum Frontalocellus. Ueber die Wangen geht ein breites Zügelband zum Prothorax. Die Seiten aller Segmente mit breiter blauer Längsbinde, die an den Segmenthinterrändern noch verstärkt ist. Nur an Abd. II und III finden wir 2 dorsomediane Flecken. Schnauze und Vorderkopf heller blau. Dunkel sind die Vordertibien und jeweilen die Aussenseiten an den Gelenkstellen an Bein II und III. Die Antennen sind, soweit sie erhalten sind, dunkelblau; die Furka ist hell. Ommen 8 jederseits. Die Klaue ist lang und eher schlank. Sie besitzt 3 Innenzähne. Der Empodialanhang ist

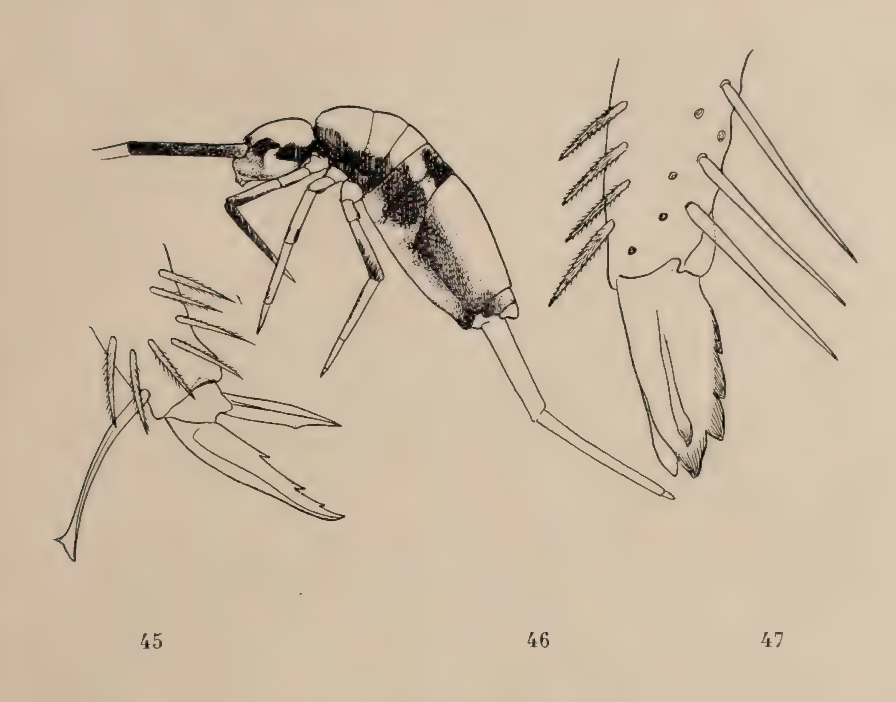


FIG. 45-47.
Microphysa semiviolacea n. sp.
Fig. 45. Klaue. — Fig. 46. Habitus. — Fig. 47. Mucro.

parallelseitig, mit abgeschrägter Innenkante und zahnartig vorspringender Ecke. Keulenhaar stark, doch normal. Eigentliche Dentaldornen fehlen, hingegen finden sich längs der Dentes eine Reihe sehr langer, spitzer und nackter Borsten. Terminale Blasenschuppe vorhanden. Mucro mit 4 Zähnen auf der Innenrippe und annähernd gleichstarkem Aussen- und Innenzahn.

26. **Microphysa lineata** (Par.) Schött. (1892) 1903 [1].

Diese in Sumatra und Java sehr häufige, grosse Art fand sich im Materiale aus Indien von Gudalur (Nilgiris), ca. 1000 m, 14.II.1927,

[1] SCHÖTT, H. *Ueber zwei Gattungen der Apterygoten Insekten.* Linköping, 1903.

wo sie im Schatten des Busches auf Laub erbeutet wurde (6 Exemplare). Aehnlich hatte sie schon Karny in Tjibodas erbeutet, zusammen mit der auffallenden *Microphysa vestita* E. H. Es scheint deshalb, dass diese grossen Collembolenformen in den Tropen eine aehnliche Stellung einnehmen, wie bei uns die Baum und Laub bewohnenden Orchesellinen, die ja bis jetzt noch nicht im Tropengürtel gefunden worden sind.

27. **Heteromuricus cercifer** Imms. 1912.

Fundorte: Kateri-Valley (Nilgiris), 2.I.1927, ca. 1600 m, unter Steinen und in Laub; 5 Exemplare. — Coonoor (Nilgiris), 24.XII.1926, ca. 1800 m, kleiner Djungel, im Laub; 3 Exemplare. — Elkhill (Nilgiris), 14.I.1927, ca. 2400 m, unter Laub; 1 Exemplar. — Dodabetta (Nilgiris), 11.I.1927, 2590 m, unter faulendem Holz; 1 Exemplar.

Diagnose: Länge der vorliegenden Tiere bis 5mm. Farbe bräunlich, dicht mit grau-braunen Schuppen bedeckt, sodass die Segmentgrenzen dunkel erscheinen. Diese, wie im übrigen auch die Beine und Antennen blau pigmentiert. Antennen vom II. Gliede an distal dunkler werdend, die letzten Glieder tiefblau. Ommenfleck schwarz, Vorderkopf violett. Behaarung besonders an den Extremitäten auffallend, da sie dort sehr dicht steht. Auf dem Kopf, Th. II bis Abd. I und dem Abdomenende besonders lange, abstehende und namentlich vorne spatelartig erweiterten Borsten. Masse: K. = 55. — Th. II : III: Abd. I : II : III : IV : V : VI = 28 : 25 : 20 : 20 : 35 : 58 : 25 : 5. Cercus = 44. Ti. I : II : III = 35 : 45 : 65. — Ma : De = 55 : 80. — Ant. Basalring: I : II : III : IV : V = 4 : 25 : 7 : 25 : 75 : 34. — Die Antennen sind sekundär 6-teilig und vom langen Gliede an geringelt. Bis dahin reicht auch die Beschuppung. Die einzelnen Schuppen sind rundlich und stark gerippt, ähnlich wie bei *Tomocerus*. Sie finden sich auch auf den Beinen und der Furka ventral. Tibiotarsus ohne Keulenhaar. Klaue nur mit einem Innenzahn. Apicalzahn stets undeutlich. Pseudonychien stark ausgebildet. Empodialanhang einfach lanzettlich. Mucro vom entomobryiden Typus, mit 2 Zähnen und Basaldorn; ungeringelter Dentesteil sehr lang. Dentes im obersten Teile mit einer dornentragenden Area auf der Innenseite. Charakteristisch ist das sehr kleine Abd. VI, das einen langen, mit Marginalhaaren fächerartig besetzten Anhang trägt.

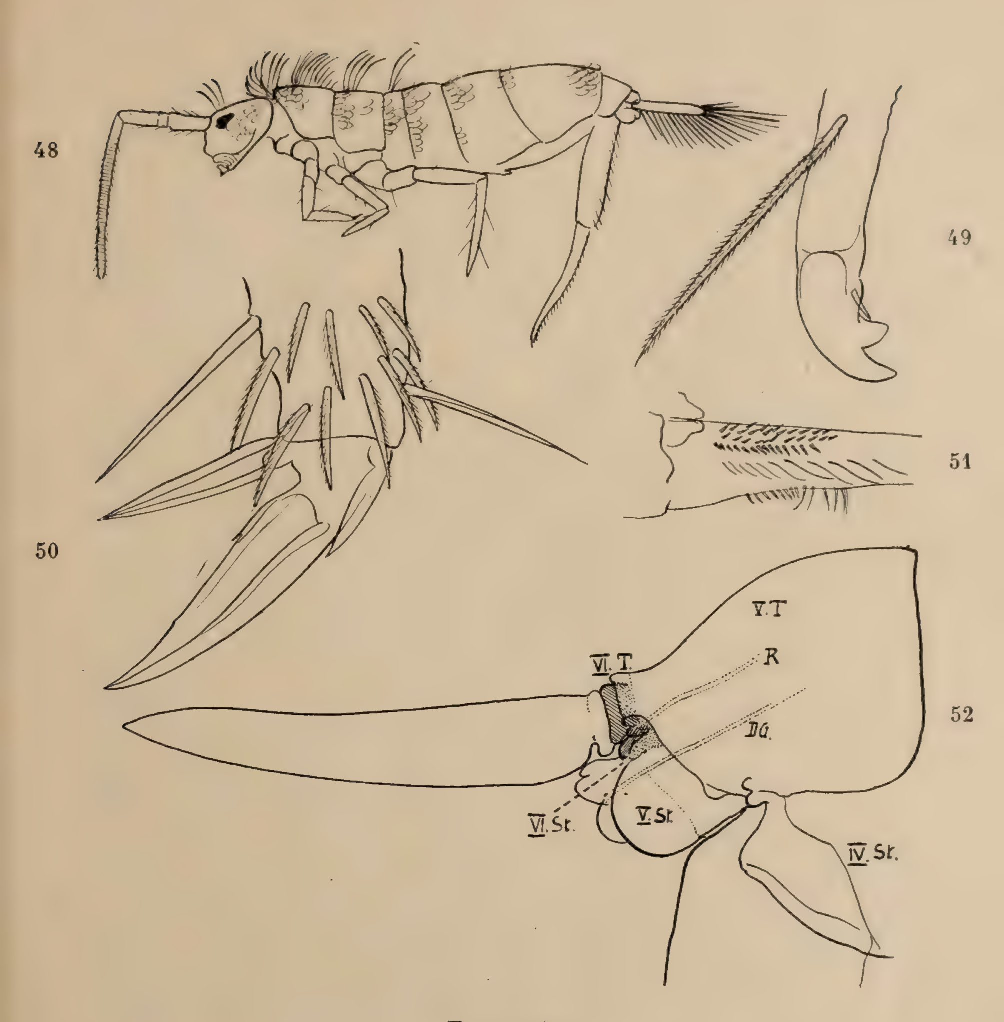


Fig. 48-52.

Heteromuricus cercifer Imms.

Fig. 48. Habitus. — Fig. 49. Mucro. — Fig. 50. Klaue.

Fig. 51. Dentaldornen. — Fig. 52. Ende des Abdomens.

T = Tergit, St = Sternit ; R = Rectum; DG = Ductus genitalis.

Dieser Anhang hat vielfach zu Diskussionen Anlass gegeben. Imms hat die Gattung 1912 auf dieses Merkmal aufgestellt und die Form, da sie « segmentum quintum medio cerco instructum » sei, *cercifer* benannt. Verschiedene Autoren, welche nun an der Bezeichnung *cercifer* Anstoss nahmen, fanden, dass es sich bei dem Anhange gar nicht um einen Cercus handeln könne, da diese paarig angelegt werden und haben wie Denis[1] 1925 den Cercus medianus = Filamentum terminale als Telson bezeichnet. — Dieses Vorgehen ist erklärlich, da die Bezeichnung von Imms irreführend ist. Denis (1925) hat die Gattung gestützt auf diese morphologische Berichtigung und das Auffinden einer Collembolenart in Abessinien gestrichen und als synonym mit *Dicranocentrus* aufgefasst.

Nun beschreibt Denis, 1925, eine *Heteromuricus stachi* aus Abessinien, und vergleicht dieselbe mit *Heteromuricus longicornis* Carp. von den Seychellen. Beide besitzen den normalen sechsgliedrigen Hinterleib, ohne besonders verlängerte Anhänge. Imms hat deshalb eben in Zeichnung und Diagnose etwas übertrieben, und die Formen gehören alle zusammen und sind blos als Untergattung von *Dicranocentrus* aufzufassen. Dem muss nun aber entgegengehalten werden, dass

1. Denis überhaupt keinen *Heteromuricus* vor sich gehabt hat, sondern einen eigentlichen *Dicranocentrus*, der in Abessinien zu den häufigen Formen gehört, und der in grösserer Anzahl im Materiale Scott-Omer Cooper zur Verarbeitung kam (Trans. Ent. Soc. London, 1929).
2. Dass auch *longicornis* Carp. kein *Heteromuricus*, sondern nach seiner Morphologie ebenfalls ein *Dicranocentrus* ist.
3. Dass infolgedessen nicht einfach *Dicranocentrus* als *Heteromuricus* aufgefasst werden darf und aus dieser Gleichsetzung heraus, ohne Kenntnis des eigentlichen *Heteromuricus* die beiden Genera vereinigt werden können.

Heteromuricus ist eben durch den langen Caudalanhang charakterisiert, der im Leben wie ein Fächer in Bewegung gehalten werden soll. Die Länge dieses Anhangs ist aus der Skizze ersichtlich, welche den Habitus des Tieres wiedergibt. Dass wir es mit einem gesonderten Anhang zu tun haben, zeigt sich beim genügenden

[1] Denis, J. R. *Sur les Collemboles du Museum de Paris.* Ann. Soc. Ent. France, 1924/25, vol. 93, p. 211; vol. 94, p. 261.

Aufhellen der Tiere. Auf das 5. Segment folgt ein ausserordentlich kleiner 6. Ring und auf diesen, frei beweglich angeheftet, kommt erst dieser Anhang. Das 6. Segment ist dabei sowohl in sternalen als tergalen Teilen ausgebildet und trägt den Anus. Für *stachi* Den. und *longicornis* Carp. wird das Vorhandensein eines besondern 6. Segmentes bestritten, und der « Anhang » selbst wird durch die stark verlängerten tergalen Partien von Abd. VI gebildet. Dies trifft eben für *Dicranocentrus* zu, welche besonders im Ostafrikanischen Hochlande sehr weit verbreitet ist.

Die Exemplare von Imms, die ich im British Museum in London einzusehen Gelegenheit hatte, sind kleiner. Auch dort fällt mehr oder weniger das Verschwinden des obern Klauenzahnes auf. Nicht beobachtet wurde die Sechsgliedrigkeit der Antennen und auch die Dentalbedornung ist nicht so markant wie bei den vorliegenden Exemplaren. Es scheint deshalb, dass die Individuen, welche Imms zur Untersuchung vorlagen, zumeist junge Tiere waren.

28. **Cyphoderus assimilis** C. B. 1903.
Syn. *Cyphoderus simulans* Imms, 1910.

Fundorte: Peradenja (Ceylon), 27.xi.1926, unter Blumentopf; 1 Exemplar. — Kateri-Valley (Nilgiris), 2.i.1927, unter Steinen und im Laub; 1 Exemplar.

Die beiden vorliegenden Exemplare von *Cyphoderus* gehören zweifellos der Art *assimilis* C. B. an. Diese ist nun nach den Figuren und Diagnosen Imms' zu schliessen mit seiner Art identisch, wofür besonders auch spricht, dass Imms seinerzeit die Börner'sche Arbeit übersehen hat. Auffallenderweise werden die Tiere von beiden Fundstellen als nicht speziell bei Ameisen wohnend bezeichnet.

ALLGEMEIN FAUNISTISCHES.

Imms führt in seinem Catalog der orientalischen Collembolen im ganzen 53 Arten auf, von denen 31 in Indien aufgefunden worden sind. Fünf dieser Formen weist er dem palaearktischen Faunengebiet zu. Soweit wir nun die Collembolenfauna Indiens bis heute übersehen, kennen wir 67 Arten aus Indien und 23 von Ceylon, welch letztere aber zum grossen Teile revisionsbedürftig sind.

78 Arten sind im indomalaiischen Faunengebiete aufgefunden worden. Wenn mit dieser Verdoppelung der Artenzahl auch ein Fortschritt in der Kenntnis der überaus interessanten und zoogeographisch wichtigen Tiere angedeutet wird, so sind wir doch noch weit entfernt, die Collembolenfauna Indiens zu kennen. Es seien deshalb auch hier blos einige interessante Vorkommnisse resümiert und im übrigen auf die Verteilung der Formen auf die einzelnen Fundstellen hingewiesen.

Nilgiri-Hills.

Die Tiere stammen von 6 Fundstellen in einer vertikalen Verbreitung von 1000 bis 2590 m.: I = Gudalur. II = Kateri-Valley. III = Coonoor. IV = Bangitappali. V = Elkhill. VI = Dodabetta.

	I	II	III	IV	V	VI
	1000	1600	1800	2400	2400	2590
Hypogastrura consanguinea .	×					
Hypogastrura armata . . .						×
Linnaniemia indica . . .						×
Achorutes indicus						×
Achorutes hirtellus			×			×
Onychiurus fimetarius . . .		×	×			
Folsomia fimetaria						×
Folsomia octoculata						×
Isotoma notabilis						×
Sinella montana		×	×			
Sinella curviseta			×			
Lepidocyrtus orientalis . . .		×	×	×		
Lepidocyrtus indicus . . .						×
Salina striata		×				
Salina tricolor			×			
Aphysa carli		×				
Aphysa indica			×			
Microphysa lineata	×					
Heteromuricus cercifer . . .		×	×		×	×
Cyphoderus assimilis . . .		×				

Die meisten Proben wurden aus Laub und Erde gesiebt. Die Achorutiden stammen aus faulendem Holze und die Sinellen wurden in einer Kaffeeplantage bei Ameisen gefunden. Auffallend ist der grosse Reichtum an palaearktischen Formen in der Probe der höchsten Fundstelle. Von 9 darin ent-

haltenen Formen sind 3 (*Hypogastrura armata*, *Folsomia fimetaria* und *Isotoma notabilis*) ganz, 2 nach ihren nächsten Verwandten der nordischen Fauna angegliedert (*Folsomia octopunctata*, *Lepidocyrtus indicus*).

An tiefer gelegenen Fundstellen gesellt sich noch *Onychiurus fimetarius* dazu, eine Form die mit ihrer ganzen Familie zusammen bis heute zur Charakterisierung der palaearktischen-nearktischen Region herangezogen wurde. Im Materiale Carl-Escher findet sie sich auch von Ceylon. Sie scheint somit in Indien ein weiteres Verbreitungsgebiet zu haben, bis jetzt aber übersehen worden zu sein, was bei der Kleinheit und unterirdischen Lebensweise leicht möglich sein kann.

Palni-Hills.

Die Fundstellen der Palni-Hills, 3 an der Zahl, liegen von 1200 bis 2300 m.

1. Tandikudi, 1200-1500 m, 26.iv.1927, *Proisotoma tridentata.*
2. Kukkal-Shola, 1800 m, 1.iv.1927, *Lepidocyrtus cryptocephalus.*
3. Vandaravu, 2300 m, 6.iv.1927, *Lepidocyrtus indicus*, *Aphysa fissisetosa.*

Anaimalai-Hills.

Attakatti, ca. 1000 m, 2.iii.1927:
Lepidocyrtus indicus,
Salina quattuorfasciata,
Microphysa escheri,
Microphysa semiviolacea.

Ceylon.

Endlich ist noch die einzelne Probe hervorzuheben, die bei Peradeniya (Kandy) gesammelt wurde. Sie enthält:

Onychiurus fimetarius,
Sira jacobsoni, var. *indica*, und
Cyphoderus assimilis.

Neben den oben erwähnten nordischen Formen sei besonders noch auf das Auftreten einer *Linnaniemia* hingewiesen. PHILIPTSCHENKO hat, gestützt auf das Auffinden dieses Genus, eine zoogeographische Verwandtschaft der Ceratrimerien von Neuguinea bis zum Kenia-Gebiet postuliert. « In conclusion it should be noted that the further our acquaintance with the Collembola-fauna of the Ethiopian region advances, the more is exhibited its affinity with the same Fauna of the Oriental region. » Wenn auch heute durch das Auffinden eines bis jetzt Aethiopischen Genus in Indien diese Ansicht bestärkt zu werden scheint, so muss doch auf die grosse Verschiedenheit dieser Gebiete hingewiesen werden, namentlich deshalb, da es mir nicht angebracht erscheint, die östlichen Vertreter von *Ceratrimeria* in direkte Verbindung mit *Linnaniemia* zu bringen. CARPENTER hat seinerzeit auch durch seine Untersuchungen an den Collembolen der Seychellen auf die grosse Affinität dieser Inseltiere mit der indischen Fauna hingewiesen. Leider haben sich einige seiner wichtigen Verbindungsformen als unrichtig interprätiert erwiesen (*Heteromuricus*, *Paronella*), und durch die neuern Untersuchungen an centralafrikanischen und abessynischen Collembolen ist auf eine zum mindesten ebenso starke Bindung mit dem aethiopischen Kontinente hingewiesen worden. So mag auch im zwischenliegenden Gebiete und namentlich gegen das Somaligebiet hin, wie auch dem indischen Küstengürtel entlang, eine Fauna existieren, die für Indien wohl indisch-asiatischen Charakter tragen mag, die aber mit Formen untermischt ist, welche einen westlichen Einschlag besitzen. Soweit die indomalaiische Fauna überblickt werden kann, fehlen ihr aber diese Einschläge. Sie nähert sich in viel stärkerm Masse der papuanisch-australischen an. Eine durchgehende Verbindung, wie sie für das allgemein tropische Genus *Paronella* nachgewiesen werden konnte, fehlt jedoch für die andern Formenkreise.

Tome 36, nº 17. — Novembre 1929.

L'Adaptation de la Limnaea stagnalis aux milieux lacustres de la Suisse romande.

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE ET GÉNÉTIQUE

par

Jean PIAGET

Professeur à l'Université de Genève.

Avec les planches 3 à 6 et 15 figures dans le texte.

SOMMAIRE

Deuxième Partie

Pages

Troisième Partie

INTRODUCTION

Les discussions relatives à l'influence du milieu sur le patrimoine héréditaire — à l'« hérédité de l'acquis » — en sont aujourd'hui à un point mort. D'une part, il n'est que trop évident qu'aucune expérience n'a pu établir aux yeux de tous l'existence d'une hérédité des caractères acquis: les mutations se produisant en laboratoire paraissent, en effet, indifférentes au point de vue de l'adaptation et, par conséquent, dues à des causes indépendantes du milieu, La preuve qu'il n'en est pas ainsi semble, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, impossible à fournir. Mais, d'autre part, lorsque l'on considère, non pas seulement les grands « plans d'organisation » révélés par l'embryologie causale et caractérisant l'hérédité générale, mais encore le détail des races et des espèces de certains genres bien étudiés à cet égard, on ne peut se refuser à admettre l'existence d'une adaptation relative des structures au milieu [1]. Or, comment concevoir une adaptation au milieu qui se serait construite en toute indépendance du milieu ?

Les phénomènes les plus troublants à ce point de vue nous ont toujours paru être constitués par les cas d'adaptation mécanique. Cope [2] a écrit un livre singulièrement suggestif sur ce sujet, accumulant les exemples de modifications structurales du squelette des vertébrés et de déformations mécaniques de coquilles d'invertébrés pour montrer combien certaines formes semblent liées aux mouvements de l'animal. L'existence de cette « cinétogénèse », comme dit Cope, fournirait un argument décisif en faveur du lamarckisme... si nous n'avions pas appris depuis les difficultés d'ordre expérimental inhérentes à la notion de l'hérédité de l'acquis.

Malheureusement, la cinétogénèse est de ces processus qui semblent devoir échapper toujours à l'investigation en laboratoire. Comment soumettre un animal à des conditions mécaniques

[1] Voir le récent ouvrage de Cuénot: *l'Adaptation* (Paris, Doin). L'existence de cette adaptation n'exclut en rien, il va de soi, celle des « ratés » de l'adaptation, sur lesquels ont insisté Rabaud et Guyénot.

[2] Cope, *The primary factors of Evolution*, Chicago, 1904.

nouvelles assez longtemps pour déformer son squelette ou sa coquille ? Aussi les facteurs mécaniques sont-ils ceux dont on tient le moins compte dans les discussions actuelles. Mais la raison n'en est-elle pas que, trop souvent, les spécialistes de l'hérédité et les systématiciens s'ignorent mutuellement ? La connaissance précise des espèces, variétés et accommodats individuels en nature ne serait-elle pas parfois bien utile au généticien qui dissocie les races *in vitro* ? Et la combinaison de l'analyse biométrique en nature avec l'analyse génétique en laboratoire ne serait-elle pas susceptible de permettre une étude de la cinétogénèse ?

A cet égard, le cas des Mollusques aquatiques est d'un singulier intérêt, étant donnée la simplicité relative de l'action du milieu sur la coquille. Les exemples cités par Cope de columelles tordues sous l'influence apparente des mouvements du muscle columellaire n'ont, pour ne parler que de ceux-là, rien perdu de leur valeur théorique. Nous nous sommes donc proposé l'analyse de phénomènes analogues de cinétogénèse portant sur les déformations du test en fonction du milieu.

Le milieu lacustre est particulièrement favorable à ce genre d'investigation. Les grands lacs de l'Europe centrale et septentrionale hébergent, en effet, un certain nombre de variétés malacologiques qui leur sont propres, et qui, d'autre part, appartiennent à des espèces dont le type est répandu dans presque tous les milieux non-lacustres d'Eurasie. D'où un double problème: peut-on assigner telle cause mécanique précise à l'apparition de ces variétés lacustres et quelles sont les relations génétiques qui unissent les variétés en question aux types de leurs espèces respectives ? Autrement dit, sont-ce des races stables ou de simples accommodats, et, si ce sont des races, pourquoi sont-elles spécifiquement lacustres ?

Les *Unio*, *Anodonta*, *Valvata*, *Planorbis*, *Gulnaria* peuvent donner prise à des recherches de ce genre. Mais aucun cas n'est plus simple que celui de la *Limnaea stagnalis* L. Cette espèce est représentée dans tous les milieux stagnants ou sub-stagnants d'Eurasie et d'Amérique du Nord par la forme allongée que chacun lui connaît. Dans les grands lacs, au contraire, elle donne naissance à des variétés contractées, dont les extrêmes (*lacustris* et *bodamica*) rappellent presque la *Limnaea (Gulnaria) auricularia*. Or, comme Geyer l'a mis en évidence, la cause d'une telle contraction paraît toute naturelle: l'agitation de l'eau contraint l'animal à appliquer

sans cesse la coquille contre le substrat pierreux sur lequel il rampe et à tirer sans cesse sur le muscle columellaire. D'où un double effet d'agrandissement de l'ouverture et de raccourcissement de la spire, ce qui suffit à expliquer la contraction générale de la coquille.

C'est donc le problème soulevé par l'existence de ces formes que nous nous sommes proposé de résoudre. Il s'agissait simplement de vérifier, par une statistique en nature, le bien-fondé de l'explication de Geyer, puis de voir si les variétés contractées étaient héréditaires. Or, il s'est trouvé que la plus accentuée des variétés lacustres (la var. *bodamica* Cless.) est parfaitement stable et que, élevée dans l'eau immobile des aquariums, elle atteint une moyenne de contraction sortant complètement des limites de variation du type de l'espèce (voir pl. 3, fig. 58-77). Un fait aussi imprévu demandait une analyse minutieuse. C'est pourquoi nous avons récolté un matériel de plus de 80.000 exemplaires de l'espèce et c'est pourquoi notre travail a pris des proportions que le lecteur aura évidemment peine à nous pardonner. Nous avons étudié 65.000 individus provenant des eaux stagnantes et 10.000 individus provenant des lacs de la Suisse romande, ainsi que plus de 3.000 individus (lacustres et non lacustres) étrangers à notre territoire; enfin, 4.000 individus sont nés et se sont développés dans nos bocaux d'élevage.

Le résultat de ces recherches n'a pas déçu notre attente. Nous ne connaissons pas de polymorphisme héréditaire aussi nettement dépendant du milieu que celui des adaptations mécaniques de la *Limnaea stagnalis* aux lacs de la Suisse romande. A lui seul, assurément, un tel exemple ne suffit pas à prouver grand'chose. Mais eût-on accumulé un nombre suffisant d'exemples analogues que la théorie de la variation en tirerait peut-être quelque profit.

Qu'il nous soit permis à ce propos d'exprimer notre reconnaissance très vive à nombre de personnes dont la science et l'obligeance ont rendu cette étude possible. Nos savants collègues de l'Université de Genève, MM. R. Chodat et E. Guyénot, ainsi que M. A. Naville, ont bien voulu nous éclairer de leurs conseils sur de nombreux points litigieux, ce qui ne signifie d'ailleurs nullement qu'ils aient à endosser la responsabilité de toutes nos opinions ! Nos anciens maîtres et collègues de l'Université de Neuchâtel, MM. A. Jaquerod et O. Fuhrmann ont bien voulu mettre leurs laboratoires à notre disposition durant le temps que nous avons travaillé à Neuchâtel.

MM. D. Geyer, de Stuttgart, J. Favre et G. Mermod, du Muséum d'histoire naturelle de Genève, m'ont laissé abuser de leur obligeance inépuisable et de leur érudition. Enfin, nous devons les plus vifs remerciements à tous ceux qui ont mis à notre disposition les collections étrangères, où nous avons pu recueillir tant de renseignements précieux: M. Louis Germain, au Muséum d'histoire naturelle de Paris, M. Robson, au British Museum, le major O. Dupuis, au Musée royal d'histoire naturelle de Bruxelles, M. F. Carpentier, à l'Institut van Beneden de Liége, M. G. Bollinger, au Muséum de Bâle, M. Baumann, à celui de Berne et M. Murisier, à celui de Lausanne.

Le choix des unités de mesure.

Avant d'aborder l'analyse des faits, il convient de s'entendre sur les procédés de mesure à adopter pour mettre en évidence les variations de l'espèce en fonction de la vie lacustre. Les var. *lacustris* Stud. et *bodamica* Cless. diffèrent du type *stagnalis*, ainsi que des variétés connues en eaux stagnantes, par une contraction générale de la coquille: la spire devient très courte et l'ouverture très grande. Comment traduire en chiffres une telle variation ?

Deux relations peuvent être utiles à envisager à cet égard: le rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur totale de la coquille et le rapport de la largeur de la coquille à la hauteur maximale. Si nous désignons par H la hauteur totale de la coquille, par A celle de l'ouverture et par L la largeur maximale de la coquille, nous pouvons dire que plus la coquille est allongée (var. *producta*, *palustriformis*, etc.) plus les valeurs des rapports $\frac{H}{A}$ et $\frac{H}{L}$ sont grandes. Au contraire, plus la coquille est contractée (var. *turgida*, *borealis*, *intermedia*, *Rhodani* et *lacustris*), plus ces valeurs seront faibles. L'idéal serait donc d'établir pour chaque exemplaire la valeur de ces deux rapports et de faire la moyenne entre eux. L'indice de contraction de la coquille s'exprimerait ainsi par la formule $\frac{H}{A} + \frac{H}{L}$.

Mais, comme nous le verrons tout à l'heure, la relation $\frac{H}{L}$ est beaucoup moins constante que la relation $\frac{H}{A}$, et dépend de variables moins intéressantes que celles dont le rapport $\frac{H}{A}$ est fonction. Aussi nous faut-il envisager ces deux indices séparément.

Le rapport $\frac{H}{A}$ constitue un excellent indice de la contraction propre aux formes de lac. Comme nous le constaterons par son emploi même, il suffit largement à différencier les variétés *lacustris*, *Rhodani*, *turgida*, etc., les unes des autres et leur domaine de celui du type de l'espèce. En outre, et cela est l'essentiel, il suffit à caractériser les unes par rapport aux autres les différentes populations habitant un même lac, et les différentes races élevées en aquarium en conditions identiques. C'est donc cet indice que nous employerons essentiellement.

Mais comment le mesurer de manière précise ? Pour ce qui est de la hauteur H, la question ne présente pas de difficultés. On pose

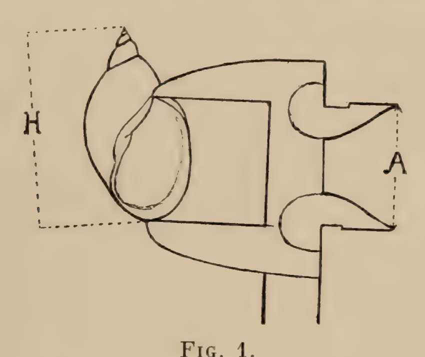


Fig. 1.
Méthode de mesure.

sur le sommet de la spire la branche fixe du pied-à-coulisse et l'on cherche avec la branche mobile la partie inférieure de la coquille la plus distante possible du premier point (voir fig. 1). On évalue ainsi au 1/10 de mm. des longueurs variant entre 2 et 7 cm. Quant à la hauteur de l'ouverture (A), la question est plus délicate. J'ai cherché tout d'abord à mesurer cette hauteur en tenant compte de l'axe de la coquille. En maintenant la coquille verticale, je posais la branche fixe au point d'insertion du labre et en réglais la branche mobile sur le point le plus bas de l'ouverture, le pied-à-coulisse restant parallèle à l'axe de la coquille. Mais, comme l'extrémité de la branche mobile du pied-à-coulisse ne touche pas toujours ainsi le bas de l'ouverture, mes mesures restaient imprécises, ainsi que j'ai pu m'en convaincre en mesurant à quelques jours de distance les mêmes exemplaires: l'écart entre ces mesures s'est trouvé assez grand pour faire varier des moyennes obtenues, par exemple, sur

50 exemplaires d'une station donnée. J'en suis donc venu au procédé suivant. On pose la branche fixe du pied-à-coulisse au point d'insertion du labre, de manière à ce qu'elle touche la suture, et l'on cherche avec la branche mobile le point inférieur de l'ouverture le plus distant possible du point précédent, sans tenir compte de l'axe de la coquille (voir fig. 1). La mesure est susceptible ainsi d'une précision suffisante. Par contre, elle est un peu arbitraire en son principe. En effet, certains exemplaires d'une même station ont une ouverture presque droite, alors que d'autres l'ont tordue. Ces derniers présenteront naturellement, pour le rapport $\frac{H}{A}$, des valeurs inférieures aux premiers, sans que cette différence tienne, semble-t-il, à des facteurs intéressants d'accommodation au milieu.

Mais l'avantage de la précision compense largement ce léger désavantage. En effet, les écarts que produit le fait dont nous venons de parler restent minimes. Nous avons vérifié la chose de près. En mesurant plus de 2000 exemplaires avec les deux méthodes, nous avons obtenu des valeurs moyennes, non pas naturellement identiques, mais dont les relations entre elles restaient identiques. Mais, d'autre part, nous avons établi, au moyen des deux méthodes, des courbes de fréquence représentant la var. *lacustris* et le type de marais. Or, si la première méthode sépare un peu plus ces deux phénotypes l'un de l'autre, la seconde, par contre, donne des courbes plus régulières et laisse entre la forme lacustre et le type de l'espèce une distance très suffisante (la var. *lacustris* donne une moyenne de $\frac{H}{A} = 1{,}50$ dans les deux méthodes, alors que le type de l'espèce présente une moyenne de 1,82 avec la première méthode et de 1,78 avec la seconde).

En bref, nous nous sommes rallié à la seconde méthode et nous en avons été satisfait jusqu'à la fin de nos recherches. Ce qui nous a décidé avant tout, c'est que les mesures ainsi définies restent pratiquement constantes, quelle que soit la personne qui mesure, alors qu'avec la première méthode l'équation personnelle eût été trop grande et eût empêché la vérification par d'autres de nos propres résultats.

Venons-en au rapport $\frac{H}{L}$. A l'expérience, cet indice s'est révélé moins intéressant que le premier et voici pourquoi. Tout d'abord, il varie beaucoup plus avec l'âge de l'animal que le rapport $\frac{H}{A}$.

Ce dernier n'est assurément à ce point de vue pas constant non plus. Nous avons fait à cet égard de nombreuses mesures sur des exemplaires d'aquarium. Tel individu qui présente un indice de 1,80 à 4 mois ne chiffrera plus que 1,75 ou 1,76 à 5 ou 6 mois (c'est-à-dire à l'état adulte) et change encore si on le laisse vivre longtemps. La variation n'est du reste pas toujours dirigée dans le même sens et certaines formes allongées offrent un indice qui s'accroît avec l'âge jusque près de la maturité. Mais ces oscillations de l'indice $\frac{H}{A}$ sont relativement faibles, et surtout le changement apparaît très régulier. Il suffit donc de récolter un nombre suffisant d'exemplaires dans une station donnée, pour que le facteur âge soit neutralisé. C'est d'ailleurs la seule méthode possible: s'il est facile d'éliminer les individus très jeunes, la limite entre les coquilles adultes et celles qui le sont presque est, en effet, bien difficile à établir *de visu*. Aussi tout en écartant en principe les jeunes de la statistique, on en incorpore facilement à son matériel. Mais, les variations de l'indice $\frac{H}{A}$ avec l'âge étant faibles, un nombre restreint d'individus (une cinquantaine, par exemple) récoltés dans une même station donnent un résultat pratiquement exact, qui correspond à l'âge moyen, les variations en plus compensant les variations en moins. La preuve en est que, du vingtième au cinquantième ou au centième exemplaire mesuré, la moyenne varie peu (la moyenne de cent individus est à peu de choses près ce qu'était la moyenne des vingt premiers) [1]. Au contraire, l'indice $\frac{H}{L}$ varie beaucoup trop avec l'âge. Tel individu qui mesure 2,10 à 4 mois, donnera 1,90 à 6 mois. En outre, et surtout, la variation avec l'âge est peu régulière, l'influence du dernier tour de spire et de la dilatation du péristome étant prépondérante. Il est donc très difficile, si l'on s'en tient à l'indice $\frac{H}{L}$, de neutraliser le facteur âge par une statistique portant même sur 100 ou 150 exemplaires d'une même station: l'erreur probable est trop grande.

En second lieu, et par le fait même que l'influence du dernier tour de spire est prédominante dans le rapport $\frac{H}{L}$, cet indice varie sans rester en fonction directe de l'ensemble des conditions du milieu.

[1] Voici un exemple. En mesurant 100 ex. de Wasserburg (Lac de Constance), je fais la moyenne des $\frac{H}{A}$ après 10, 20, 30 etc. exemplaires. Ces moyennes sont de: 1,30; 1,29; 1,29; 1,29; 1,29; 1,29; 1,30; 1,29; 1,29 et 1,29.

Il suffit, par exemple, qu'une mare, jusque-là pleine d'eau, se dessèche en partie au moment où les Limnées sont presque adultes, pour que l'ouverture s'évase considérablement. La grande diminution des valeurs de $\frac{H}{L}$ qui résultera d'une telle altération sera bien l'expression d'une influence du milieu, mais d'une influence toute momentanée. Au contraire, l'indice $\frac{H}{A}$ est l'expression d'une influence du milieu qui s'est poursuivie durant toute la croissance de l'animal.

Enfin, et cette circonstance a achevé de nous convaincre du peu de commodité de l'indice $\frac{H}{L}$, il est très difficile de mesurer d'une manière précise la largeur L de la coquille. Suivant que l'on tient la coquille plus ou moins verticale, les écarts d'une mesure à l'autre pratiqués sur le même individu atteignent des proportions inquiétantes. La mesure de cet indice est donc toujours plus ou moins arbitraire.

La preuve de ce que nous avançons paraît être fournie par le fait suivant. Après avoir mesuré sur 2500 exemplaires les indices $\frac{H}{A}$ et $\frac{H}{L}$, nous avons obtenu, pour le premier, une courbe de Gauss qni se tenait à peu près et annonçait en tout cas une forme régulière et symétrique (on verra dans la suite une courbe dressée sur 8000 ex.), alors que, pour le second indice, la courbe, tout en présentant en gros la forme de la cloche, restait irrégulière et surtout accusait sur la droite une dissymétrie exagérée. En effet, il a suffi d'un certain nombre d'exemplaires un peu jeunes, dont les valeurs $\frac{H}{A}$ n'avaient cependant pas d'influence sur la symétrie de la première courbe, pour altérer la forme de la courbe des $\frac{H}{L}$. Certes, en les supprimant, on serait parvenu à confectionner une courbe élégante. Mais alors où tracer une limite précise entre les jeunes et les adultes ?

Cela dit, nous avons néanmoins, pour ne pas être accusé de trop simplifier les choses en ne retenant que l'indice $\frac{H}{A}$, essayé de combiner les deux indices en une moyenne M $\left(= \frac{\frac{H}{A} + \frac{H}{L}}{2}\right)$. En effet, quelle que soit l'imprécision de la mesure de L, cette dimension demeure un élément utile de diagnostic. Le problème est donc de savoir si l'intervention de la mesure des largeurs changerait quelque

chose à des calculs exécutés uniquement sur $\frac{H}{A}$. Autrement dit, y a-t-il corrélation suffisante entre une série de valeurs $\frac{H}{A}$ et une série de valeurs M ? Si oui, le premier indice suffira dans la pratique, sinon le calcul de M deviendra nécessaire.

Pour résoudre la question, nous avons calculé les valeurs de M de tous nos exemplaires d'aquarium. La largeur de la coquille en aquarium prend, en effet, une signification plus précise du fait que les influences du milieu ambiant restant pratiquement identiques, l'hérédité seule intervient pour différencier les formes. Or, en de telles conditions, nous avons toujours trouvé une corrélation excellente entre les variations de M et celles de $\frac{H}{A}$. Voici un exemple. Nous mesurons au hasard 200 exemplaires provenant des milieux suivants (les valeurs indiquées ici sont celles des indices $\frac{H}{A}$ mesurés en aquarium et non en nature): Port d'Hauterive (lac) 1,42; Maison Rouge (étang) 1,67; Marin (lac) 1,69; Witzwil (lac) 1,65; Colombier (lac) 1,70; Loclat (petit lac de St-Blaise) 1,87; Champion (marais) 1,72; Monsmier (mare) 1,84; Thielle (canal) 1,83 et Nidau (rivière) 1,57. Pour calculer la corrélation, nous nous sommes servi de la formule du rang, introduite en psychologie expérimentale par SPEARMAN [1]. En faisant le calcul sur les 200 exemplaires globalement, nous avons trouvé une corrélation de 0,94. Le maximum possible étant 1,00, cette corrélation est donc excellente, ce qui revient à dire qu'en mesurant les indices $\frac{H}{A}$ et en mesurant les indices M, on parvient à des résultats pratiquement identiques. Si maintenant nous reprenons les mêmes 200 exemplaires en séparant les 10 races, et si nous calculons à part la corrélation entre $\frac{H}{A}$ et M pour chacun des 20 exemplaires représentant ces races, nous aboutissons à un résultat un peu moins bon. La moyenne de ces corrélations partielles est en effet de 0,87. Un tel résultat reste très suffisant en pratique, mais indique évidemment que, au sein d'une même population, la corrélation entre la largeur de la coquille et la grandeur de l'ouverture n'est pas absolue. Seulement, étant donnée

[1] Voir CLAPARÈDE, Ed. *Psychologie de l'Enfant*, 8me éd., 1920, p. 378. Le principe de la formule est de classer les individus selon leur rang $\left(\text{ici selon M puis selon } \frac{H}{A}\right)$ et de calculer la corrélation entre les rangs.

l'excellence de la corrélation globale, et étant données les réserves qu'il faut faire quant à la valeur et quant à la précision de l'indice $\frac{H}{L}$, nous considérerons cette corrélation comme satisfaisante. En effet, comme nous avons pu nous en convaincre en reprenant un à un les exemplaires, ceux d'entre eux qui font baisser la corrélation sont précisément les exemplaires mal développés, dont le rapport $\frac{H}{A}$ est suffisant pour indiquer à quelle race ils appartiennent, mais dont le rapport $\frac{H}{L}$ est dépourvu de signification. Bref, ou bien cela revient au même de faire les calculs sur $\frac{H}{A}$ et sur M, ou bien il y a un léger écart entre les deux valeurs, mais alors l'indice $\frac{H}{A}$ paraît plus sûr que l'indice M.

En conclusion, nous choisissons l'indice $\frac{H}{A}$ comme seule mesure utile, et nous le désignerons dorénavant par le terme d'**indice de contraction** et par le symbole C. Il va de soi que cette conclusion est toute relative à l'objet de notre recherche. Comme notre but essentiel est d'étudier les variations de l'espèce en conditions lacustres et l'hérédité des formes de lac, c'est la contraction de la coquille qui nous intéresse avant tout. Mais une analyse exhaustive des variations de l'espèce en eaux tranquilles conduirait naturellement à envisager bien d'autres caractères. Cependant, ainsi que nous le verrons tout à l'heure, il y a de grandes variations de la contraction même en eaux tranquilles et ces variations sont, à elles seules, déjà bien instructives.

Une dernière question se pose, étant donné notre choix de l'indice C comme seul procédé de mesure. Cet indice ne varie-t-il pas lui-même en fonction de facteurs contingents, c'est-à-dire en fonction des facteurs que nous ne nous proposons précisément pas d'étudier ? Autrement dit, constitue-t-il un indice que l'on peut légitimement isoler ? Nous ne voyons guère ici que deux variables à examiner parmi les altérations visibles et purement morphologiques : la taille et l'épaisseur de la coquille. Or, il est naturellement possible que plus la taille d'une coquille se trouve grande, plus la forme ait tendance à être allongée, etc. Mais nous ne sommes pas parvenu à déceler de telles corrélations.

D'abord, en aquarium, la taille et l'épaisseur des coquilles se sont trouvées pratiquement constantes. Or, comme nous le verrons,

les écarts entre les différentes formes (en ce qui concerne l'indice C) ont atteint des proportions presqu'aussi considérables dans nos bocaux que dans la nature. D'un bocal à l'autre, nous avons mesuré des écarts de 1,37 à 1,95, alors que, dans la nature, les stations extrêmes (en Suisse) que nous avons rencontrées sont de 1,29 et 1,94. Cela parle bien en faveur d'une indépendance relative de l'indice C par rapport aux facteurs de taille et de poids (en aquarium toutes les races sont de très petite taille et de test fragile).

En second lieu, si l'on compare les unes aux autres les différentes stations en nature, on n'observe aucune corrélation nette entre la contraction et la taille. Les formes les plus allongées que nous ayons rencontrées dans les collections étrangères sont la var. *raphidia* Bgt. de Dalmatie et la var. *arenaria* Colb. (les originaux d'Oostduinkerke de la collection Colbeau au Musée de Bruxelles). Or, la première forme est de très grande taille (de 5 à 6,5 cm.) et la seconde est très petite (2,1 à 2,5 cm.). En outre, on trouve des formes *vulgaris* et *palustriformis*, très allongées, de toutes les tailles. En Suisse, mêmes phénomènes. Parmi les formes les plus élancées se trouvent de grandes formes *producta* Colb. et de très petites formes des étangs de Sion et de Sierre, ainsi que des variétés de toute taille que l'on trouve dans les canaux. Parmi les formes les plus contractées non lacustres se trouvent des variétés de taille exiguë comme la var. *Rhodani* et des formes de grande taille *(turgida)*. Il est vrai que les formes de lac très contractées (*lacustris* et *bodamica*) sont presque toujours de petite taille. Seulement, la question est de savoir si c'est la contraction de la coquille qui, comme telle, empêche l'animal d'atteindre de grandes proportions, ou si la vie en eaux lacustres produit à la fois la contraction et la petite taille sans qu'il y ait de relation nécessaire entre ces deux caractères (comme serait par exemple la relation de l'œil rouge et du poil blanc chez un Mammifère albinos). Mais, d'abord, il faut remarquer que la var. *Bollingeri* sublittorale est très allongée et cependant de taille encore inférieure à celle de la var. *lacustris*. En outre, en aquarium, la var. *bodamica*, qui reste héréditaire quant à la contraction, n'est nullement d'une taille inférieure à celle des formes allongées. Par exemple, les 13 exemplaires de la première génération élevée en aquarium des *bodamica* d'Hauterive (lac de Neuchâtel) m'ont donné une taille moyenne de L = $24^{mm},7$ (C = 1,44), alors que les 30 premiers exemplaires élevés en aquarium de la var. *producta* du

Loclat (St-Blaise) sont de L = 19mm,0 (C = 1,90). Il n'y a donc, si l'on compare entre elles les populations dans la nature ou les races en aquarium, aucune corrélation nette entre la taille et la forme. La taille, comme cela est connu depuis longtemps, dépend essentiellement du volume de l'eau dans laquelle vit l'animal (lorsque l'eau est tranquille) et du nombre d'individus vivant ensemble dans le même volume. Dans l'exemple que nous venons de citer, le volume d'eau est resté constant (1,5 l.), mais les *producta* étaient en plus grand nombre dans leur bocal que les *lacustris*, d'où leur taille plus exiguë.

En bref, il faut distinguer deux sortes de milieux: les marais et les lacs. Dans les lacs, la taille est en moyenne inférieure à ce qu'elle est dans les marais, mais pour des causes indépendantes de la contraction: l'agitation de l'eau a pour effet tout à la fois de diminuer la taille et de contracter la coquille, sans que cette contraction et cette diminution de taille soient liées entre elles par une relation directe et nécessaire. Dès lors, si nous calculons la corrélation entre la taille et la contraction sans distinguer les deux sortes de milieux, nous trouvons bien une certaine dépendance entre les deux caractères, mais une dépendance qui ne traduit pas de lien causal simple. En faisant le calcul sur 200 stations, 100 de lac et 100 d'eaux tranquilles, nous avons en effet trouvé, toujours par la formule du rang, une corrélation de 0,53. Seulement, si l'on a soin de distinguer les deux milieux, la corrélation disparaît. En calculant à part la corrélation sur les 100 stations d'eaux calmes, nous n'avons en effet plus obtenu que 0,06 (l'absence de corrélation s'exprimant par le chiffre 0), ce qui signifie qu'il n'y a dans les marais aucune relation entre la taille et la contraction. Si nous calculons maintenant la chose sur les 100 stations lacustres, nous trouvons 0,22. Cette corrélation, pratiquement nulle, est cependant un peu meilleure, parce que, dans les lacs, les plus grandes formes habitent les endroits tranquilles et sont par conséquent aussi les formes les plus allongées. Enfin, en aquarium, la corrélation est, pour 100 bocaux de stations différentes prises au hasard (lac et marais réunis), de — 0,09, c'est-à-dire nulle.

Maintenant, si nous comparons entre eux, non plus des phénotypes en nature ou des génotypes en aquarium caractérisés par leurs moyennes, mais les individus d'une même population ou d'une même race, la question est légèrement différente. Comme nous le disions

plus haut, l'indice C $\left(=\frac{H}{A}\right)$ dépend en partie de l'âge de la coquille, ou, à âges égaux, du degré de développement qu'a pris l'animal. Par conséquent, dans certaines races, les petits individus seront en moyenne plus allongés, dans d'autres en moyenne plus contractés. Tôt après la naissance, en tout cas, la coquille tend à s'allonger, quelle que soit la race et, à la maturité, elle tend à se contracter. Quant à la période intermédiaire, cela dépend de la race. Il se pourrait donc que la corrélation entre la taille et la contraction, quoique nulle si l'on compare entre elles les populations ou les races, fût sensible si l'on compare entre eux les individus de même population ou de même race. Mais, ici encore, il n'en est rien. En prenant au hasard 20 exemplaires de 10 stations différentes, nous avons trouvé des corrélations qui oscillent entre — 0,63 et + 0,55 et qui donnent ensemble une moyenne de 0,15, c'est-à-dire une corrélation pratiquement nulle. En faisant la même opération sur des exemplaires d'aquarium, nous avons obtenu des corrélations de — 0,40 à + 0,56, donnant une moyenne de 0,12. Il n'y a donc aucune loi générale dans ce domaine. Tout ce qu'on peut dire, c'est que plus un individu est développé, mieux il représente le type de sa race ou de son phénotype au moment considéré: une *bodamica* de grande taille en aquarium sera plus contractée qu'un exemplaire jeune ou dégénéré, et une *producta* sera plus allongée. Mais, d'autre part, comme à volume égal de la coquille, un exemplaire contracté est par définition moins allongé (la longueur L est inférieure) qu'un exemplaire normal, et comme même une *producta*, parvenue à maturité, dilate toujours un peu son ouverture (d'où une diminution de l'indice C) ces règles n'ont rien d'absolu. On s'explique donc pourquoi de telles règles, divergentes selon les races, et présentant elles-mêmes de nombreuses exceptions, aboutissent en fin de compte à des corrélations nulles entre la corrélation et la taille.

En bref, de quelque manière que l'on pose le problème, il n'y a pas de relations directes entre la forme de la coquille et sa grandeur. On en montrerait autant des relations entre la forme et le poids (l'épaisseur), mais comme cela est visible à l'observation immédiate, nous nous sommes abstenu sur ce point de calculs fastidieux. Il nous est donc permis de tirer de ce qui précède la conclusion que l'indice C est bien l'unité de mesure la plus utile à considérer et qu'il constitue une donnée indépendante par rapport aux caractères contingents de la coquille comme la taille ou le poids.

Nomenclature.

Il peut être utile, avant de passer à l'étude biométrique et génétique des formes de *Limnaea stagnalis*, de rappeler les noms des principales variations décrites par les auteurs, en indiquant tout de suite les indices C moyens qui correspondent à ces formes. En effet, dans ce qui suit, nous nous abstiendrons souvent de désigner les variétés que nous étudierons par des noms — étant donné le vague de ces déterminations qualitatives lorsqu'il s'agit de simples morphoses — et les caractériserons avant tout par des chiffres. Il convient donc de savoir dès maintenant, au moins en gros, à quoi correspondent ces chiffres dans la nomenclature habituelle.

Type de l'espèce: Nous considérerons comme typiques les formes de 1,76 à 1,80, centrées autour de la moyenne et du médian de la courbe de fréquence en stations non-lacustres. (Voir pl. 6, fig. 7-8.)

Formes allongées: Var. *producta* Colb. Grande variété un peu plus allongée que le type: 1,80-1,84 environ. (pl. 6, fig. 1-2.)

Var. *vulgaris* West. Petite variété allongée: 1,84-1,86. (pl. 6, fig. 32-39).

Var. *palustriformis* Kob. Simple accentuation de la dernière forme: 1,86-1,89. (pl. 6, fig. 65-67).

Var. *arenaria* Colb. Forme naine, en général très allongée: 1,80-1,90 (en général 1,85-1,90). (pl. 6, fig. 40-41).

Var. *subulata* West (*subula* auct., *raphidia* Bgt.). Grande variété très effilée: 1,87-1,90. (cf. pl. 6, fig. 42-43).

Formes contractées non-lacustres: Var. *elophila* Bgt. Forme habituelle des marécages, plus trapue que le type: 1,70-1,75 (pl. 6, fig. 5-6).

Var. *turgida* Mke. Encore plus contractée: 1,65-1,69. (pl. 6, fig 9 et 50).

Var. *borealis* Bgt. Idem, mais à spire conique: 1,65 environ.

Formes contractées fluviales et lacustres: Var. *Rhodani* Kob. Intermédiaire entre les formes précédentes et les variétés lacustres: 1,50-1,60. (pl. 6, fig. 25-26).

Var. *intermedia* God. (*media* Htm.). Idem, mais en général de taille plus grande: 1,50-1,60. (pl. 5, fig. 63-66 et pl. 6, fig. 13-20).

Var. *lacustris* Stud. Franchement contractée: 1,37-1,50. (pl. 5, fig. 58-62 et pl. 6, fig. 21-24 et 27-28).

Var. *bodamica* Cless. Populations à contraction maximale: 1,30-1,36. (pl. 5, fig. 53-57 et pl. 6, fig. 30-31).

Première Partie

LES PHÉNOTYPES DANS LA NATURE

Pour remplir la double tâche que nous nous sommes proposée — déterminer la cause des variations de la *Limnaea stagnalis* dans les lacs, et établir jusqu'à quel point ces variations sont héréditaires — la première chose à faire est de dresser les tables de variabilité de l'espèce à l'état de nature. Le résultat des élevages en aquarium ne sauraient, en effet, s'interpréter en l'absence de telles tables. D'autre part, l'observation minutieuse de la répartition des formes sur le terrain permet seule d'élaborer les hypothèses que l'expérience et l'élevage vérifieront ensuite en une certaine mesure.

§ 1. Les stations non-lacustres.

Nous avons étudié 65.000 exemplaires de *Limnaea stagnalis* des eaux stagnantes et des canaux de la Suisse romande. Nous en avons mesuré près de 10.000. Quant aux 55.000 autres, nous les avons comparés aux types définis par les mesures antérieures et nous sommes borné à mesurer les individus extrêmes, de manière à déterminer les écarts maximum de contraction et d'allongement en milieux non-lacustres. Avant de parler de cette dispersion et de ces écarts maximum, il convient de décrire préalablement les stations étudiées et de déterminer la courbe de fréquence de ces stations elles-mêmes.

Notre but principal étant d'analyser les variations et l'hérédité de la *L. stagnalis* dans les trois lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat (c'est dans le premier de ces lacs que la var. *lacustris* est la plus typique en Suisse romande) nous avons surtout étudié, pour situer ces variations en eaux lacustres dans l'ensemble du tableau de la variabilité de l'espèce, les stations d'eaux stagnantes des régions immédiatement voisines: Seeland, etc. Mais notre enquête nous ayant entraîné à mesurer également un grand nombre de formes du Léman, nous avons fini par explorer, pour établir un système de

références suffisant, l'ensemble des marais de la Suisse romande et des régions limitrophes. Nous avons ainsi parcouru: 1° la plaine qui s'étend entre les trois lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat, y compris le Seeland jusqu'à Aarberg; 2° les marais des environs de Bienne et de Soleure: Lyss, Büren, etc.; 3° les environs de Berne (pour cette région, la collection locale du Musée de Berne nous a fourni d'utiles matériaux); 4° la partie inférieure de la vallée de la Broie (Avenches, Payerne) et la plaine d'Orbe; 5° toute la plaine du Rhône, de Villeneuve et du Bouveret à Tourtemagne et Gampel; 6° les environs de Genève (sur ce point, presque tous les exemplaires mesurés sont ceux de la coll. FAVRE, au Muséum de Genève); 7° quelques petits lacs et marais du plateau vaudois et du Jura vaudois et neuchâtelois: lacs de Bret, de Joux, des Taillères et bassin du Doubs. En outre, j'ai pu mesurer les exemplaires des environs de Bâle, récoltés par G. BOLLINGER et déposés au Muséum de Bâle.

Je n'ai certes pas tout vu, mais aucune étendue d'eau importante ne m'a échappé. Je crois avoir ainsi constaté l'essentiel, comme nous le confirmera entre autres la comparaison de notre matériel avec les 2300 *stagnalis* étrangères mesurées dans les musées.

Le nombre des stations étudiées dans les régions que nous venons de délimiter est de 209. La première question qu'il faille se poser est donc de savoir si ces stations ont une répartition homogène et si leur dispersion contient quelqu'enseignement. Pour ce faire, caractérisons chaque station par la moyenne des indices C des individus récoltés et établissons la courbe de fréquence des 209 stations. Nous comparerons dans la suite cette courbe avec celles des lacs et des rivières. Une telle courbe, notons-le d'emblée, comporte quelqu'arbitraire, étant donnée la difficulté d'une définition précise du concept de « station ». Néanmoins cet inconvénient est plus sensible pour les valeurs moyennes que pour les extrêmes, et ce sont les extrêmes qui nous intéressent surtout.

Lorsqu'une station est limitée naturellement, l'arbitraire est évité: sera considérée comme station toute pièce d'eau, si exiguë soit-elle. Si, sur un même espace de quelques ares, on trouve les uns à côté des autres un grand nombre de fossés ou de mares (comme c'est le cas fréquemment dans les tourbières abandonnées), il peut, il est vrai, y avoir hésitation, même lorsque les creux ne communiquent pas entre eux. Nous nous en sommes tenu à la règle suivante: lorsque deux mares, même presque contiguës diffèrent par leurs

indices moyens C, elles constitueront par définition deux stations distinctes, sinon pas. En fait, on trouve souvent, par exemple aux environs d'Anet et de Monsmier (Seeland) des fossés et des mares qui ne sont séparés que par quelques mètres et qui peuvent communiquer entre eux lors de grandes pluies, mais dont les populations diffèrent beaucoup de l'un à l'autre. La race peut être la même et les phénotypes varier du tout au tout. Dans de tels cas, autant de phénotypes, autant de stations. Mais il y a des cas plus difficiles à élucider: celui, par exemple, d'un même canal, s'étendant sur plusieurs kilomètres et peuplé de milliers de Limnées (nous avons par exemple récolté plusieurs milliers de coquilles dans un seul fossé s'étendant de Thielle à Witzwil (Seeland). Faut-il considérer ce canal comme une seule station, alors qu'une flaque d'eau de 2 ou 3 m² compte également pour un ? La même règle s'applique ici: autant de phénotypes autant de stations. Il convient, par conséquent, de mesurer 20 ou 30 exemplaires tous les 50 mètres, le long du même canal: dès que la moyenne C varie, nous sommes par définition en présence d'une nouvelle station. Notons enfin que, dans la règle, 20 à 50 exemplaires sont nécessaires pour la détermination de la moyenne d'une station, mais, bien entendu, plus la station est étendue, plus il faut de matériel.

Cela dit, voici la liste des stations étudiées.

I. *La plaine comprise entre les trois lacs subjurassiens et le Seeland* (72 stations):

Le Loclat (St-Blaise) 1,82.
Souaillon (id.) 1,73.
Cornaux 1,74.
Cressier (vieille Thielle) 1,74.
Le Landeron (fossé et marais) 1,76 et 1,70.
Chules (mares) 1,87; 1,81; 1,71; 1,75 et 1,85.
Marin 1,78.
Thielle (vieille Thielle) 1,76 et 1,71.
Montmirail (id.) 1,76.
Epagnier (id.) 1,68.
La Sauge (mares) 1,76 et 1,73; 1,78.
Thielle-Witzwil (canaux) 1,79; 1,80; 1,77; 1,76; 1,78; 1,76; 1,79; 1,76 et 1,82.
Thielle-Champion (canal) 1,75 et 1,69.

Champion 1,82; 1,81; 1,72 et 1,75.
Gallmitz 1,76.
Anet (et environs) 1,82; 1,81; 1,72; 1,76; 1,76; 1,76; 1,75; 1,81; 1,82; 1,73; 1,74; 1,84; 1,84; 1,72 et 1,89.
Monsmier 1,88; 1,78; 1,78; 1,86; 1,74; 1,76; 1,78; 1,69; 1,78; 1,85; 1,78; 1,73; 1,70; 1,83; 1,86; 1,68.
Chiètre 1,78.
Sugiez 1.75.
Bellechasse 1,71.
Treiten 1,85.
Frächels 1,73.
Kallnach 1,77.

II. *Environs de Bienne et de Soleure* (12 stations):

Aarberg (marais) 1,74.
Lyss (vieille Aar) 1,75.
Busswil (id. et marais) 1,70; 1,71 et 1,75.
Dotzigen (marécage) 1,69.
Meienried (marais de la vieille Aar et mares) 1,68; 1,76 et 1,71.
Entre Soleure et Selzach 1,68 et 1,71.
Soleure 1,79.

Nous avons étudié en outre des mares à Locraz, Bienne et Gottstatt, mais où se font sentir des influences de formes lacustres ou de rivières et que nous examinerons à part.

III. *Environs de Berne* (15 stations):

Elfenauweiler 1,81.
Berne 1,73; 1,77; 1,82; 1,71; 1,81; 1,75.
Aeschi 1,77.
Environs de Thoune 1,82; 1,83 et 1,73.
Belpberg 1,69; 1,77.
Interlaken 1,83.
Weissensee (près Brienz) 1,84.

IV. *La plaine d'Orbe et la vallée de la Broie* (8 stations):

Avenches 1,71.
Payerne (pisciculture) 1,65.
Orny 1,75 et 1,68.
Bavois 1,70 et 1,67.

Chavornay 1,73 et 1,74.

V. *La plaine du Rhône* (86 stations):

Le Bouveret 1,78; 1,77; 1,79; 1,82.
Villeneuve 1,71 et 1,76; 1,80.
Noville 1,72 et 1,73; 1,77.
Chessel 1,71.
Roche 1,66 et 1,71.
Aigle 1,77; 1,79; 1,81; 1,83 et 1,87.
St-Triphon 1,83.
Les Devens 1,66.
Panex 1,83.
Creux d'Enfer 1,82.
Colombey 1,75.
Vouvry 1,75.
Illarse 1,77.
Martigny 1,71; 1,77; 1,84; 1,86 et 1,88.
Charrat 1,71 et 1,79.
Econe 1,69 et 1,76.
Saillon 1,70; 1,77; 1,84; 1,79; 1,79; 1,84; 1,85; 1,77 et 1,80.
Ardon 1,86; 1,76; 1,82; 1,82; 1,76; 1,82; 1,84; 1,77; 1,82; 1,78; 1,84; 1,80; 1,84; 1,86; 1,77; 1,76.
Aproz 1,79; 1,79; 1,80; 1,84; 1,85; 1,71; 1,78; 1,89 et 1,90.
Etang de la Corbatière 1,80.
Châteauneuf 1,77 et 1,77.
Sion 1,87; 1,88; 1,75 et 1,82.
Lac du Mt Orge 1,83.
Bramois 1,81.
Granges 1,81.
Sierre 1,82 [1].
Salgesch 1,79.
Forêt de Finges 1,82 et 1,77.
Agaren 1,81 et 1,83.
Gampel 1,81.
Tourtemagne 1,84.

[1] L'espèce existe également dans les lacs de Montana. Je n'ai pu me procurer des individus de ces stations. Mais M. Mermod qui en a examinés sur le terrain même, a bien voulu m'apprendre qu'il s'agissait d'une forme allongée.

VI. *Environs de Genève* (coll. J. Favre, 5 stations):

Thoiry (pisciculture) 1,66.
Cointrin 1,67.
Rouelbeau 1,78.
Chevrier 1,77.
Mategnin 1,73.

VII. *Plateau vaudois et Jura* (11 stations):

Lac de Bret 1,80 (?) [1].
Lac de Lussy à Chatel-St-Denis 1,81 et 1,67 (rien trouvé dans les tourbières entre Châtel et Vaulruz ni dans la plaine de Bulle).
Marais de la Chambronne 1,78.
Lac Vert près de Begnins 1,70.
Lac de Joux 1,84 et 1,86.
Lac des Rousses 1,85 (?).
Lac des Taillères 1,70.
Maison Monsieur (Doubs) 1,74.
Lac des Brenets (Doubs) 1,79.

Si nous groupons ces 209 stations par 3 nous obtenons la courbe de fréquence suivante (voir fig. 2):

1,65	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*
7	17	28	37	44	35	26	12	3

On peut constater ainsi que les stations non-lacustres de l'espèce constituent un ensemble homogène, avec légère prédominance du nombre des stations à phénotypes contractés sur celui des phénotypes allongés, mais sans asymétrie proprement dite. La moyenne des stations est à chercher entre 1,77 et 1,79, ce qui correspond à peu près, comme nous le verrons, à la moyenne des individus (1,78) [2]. Quant aux extrêmes, ils méritent un examen attentif et c'est surtout à cette fin que peut servir une telle statistique.

[1] Malgré des journées entières de recherches, nous n'avons pu trouver dans le lac de Bret que deux ex. jeunes, dont un vivant que nous avons élevé (voir plus loin, p. 433). Nous n'avons rien trouvé dans les marais du Tronchet, etc.

[2] La moyenne des stations est un peu plus faible que celle des individus, parce que les stations à phénotype allongé (canaux et lacs-étangs) sont les plus riches en individus.

Les stations à phénotypes les plus allongés sont de 1,89 à 1,90 (Aproz 1,90 et Anet 1,89)[1]. Nous ne trouverons naturellement pas dans les autres milieux (rivières et lacs) de stations à moyenne supérieure, sauf, chose curieuse, dans des mares en communication avec les lacs de Neuchâtel (Witzwil 1,91) et Léman (embouchure de l'Aubonne 1,94). Mais dans ces deux dernières stations il s'agit d'exemplaires aberrants, ayant cru presque dès leur naissance dans de petites flaques d'eau de quelques litres seulement et n'étant pas parvenus à un développement normal. Au contraire, les exemplaires

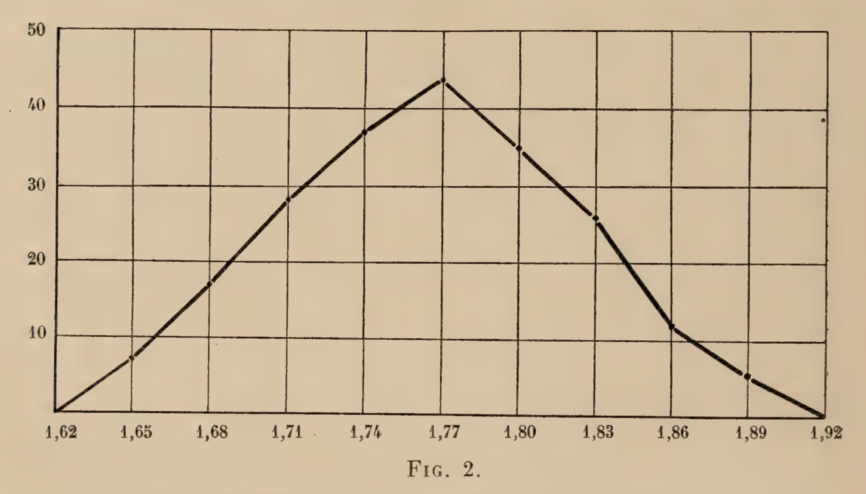


Fig. 2.

Courbe de fréquence des stations non-lacustres.

d'Aproz ou d'Anet habitent de petites mares ou des fossés dans lesquels les générations successives gardent la même forme étant donnée la permanence du milieu. Les stations de 1,89 et 1,90 constituent donc bien les populations stables les plus allongées de notre territoire, et nous verrons dans la suite qu'on ne trouve à l'étranger que peu de phénotypes qui les dépassent.

Quant aux populations les plus contractées, elles sont de 1,65 (Payerne), de 1,66 (Les Devens, Roche et Thoiry), 1,67 (Bavois, Orny, Cointrin et Châtel-St-Denis) et de 1,68 (Epagnier, Monsmier, Meienried et Soleure). Le problème est de savoir quelles sont les stations à phénotypes les plus contractés non-lacustres, sur lesquelles il ne saurait s'exercer d'influence lacustre actuelle. Nous verrons, en

[1] Voir pl. 6, fig. 38-39 et 65-67.

effet, que sur le pourtour des lacs on trouve des stations d'eaux stagnantes à type plus contracté (1,58 à 1,62) et que dans les lacs les stations oscillent entre 1,30 et 1,70 environ.

Pour effectuer cette détermination, il convient d'emblée d'écarter les stations de Payerne et de Thoiry. Il s'agit d'étangs artificiels servant à la pisciculture et dans lesquels on a introduit des Limnées ayant une hérédité en partie lacustre. M. le directeur de l'Etablissement de pisciculture de Payerne a bien voulu, en effet, nous renseigner sur l'origine des Limnées de ses étangs: elles proviennent d'un envoi de l'établissement de Boudry (Neuchâtel), envoi datant d'une dizaine d'années. Or, l'établissement de Boudry est situé non loin du lac de Neuchâtel et le pisciculteur a continué d'aller plusieurs fois par an chercher du plancton et des plantes aquatiques dans les mares du cordon littoral, à Colombier, Bevaix, etc. Comme la population des *Limnaea stagnalis* de Boudry est identique à celle de ces mares, il n'y a pas de doute qu'il s'agit d'une forme influencée par les variétés lacustres. Cette influence durant toujours, nous n'avons pas compté la station de Boudry dans la présente statistique. Quant à la station de Payerne, tout en comprenant des formes à hérédité lacustre, elle a pu s'enrichir depuis d'autres apports. Aussi, l'avons-nous comptée ici, mais elle ne saurait être considérée comme la station à phénotype le plus contracté des races non-lacustres, puisque l'influence lacustre est indéniable. On en doit dire autant de la station de Thoiry. M. l'inspecteur des pêches Vouga, de Neuchâtel, qui a souvent fréquenté cet établissement, nous a appris, en effet, que très fréquemment on déposait dans ces mares, au temps où elles étaient utilisées pour la pisciculture, des plantes et des débris de toutes sortes provenant du Léman.

Il reste les stations de 1,66 des Devens et de Roche et les stations à 1,67. Les exemplaires qui nous ont servi à déterminer la moyenne des Devens (Bex) ont été recueillis en 1848 par Jean de Charpentier (coll. Charpentier à Lausanne). Ils sont de petite taille (31 à 39^{mm}) et présentent de notables malformations. Il s'agit donc évidemment de morphoses dues à la reptation sur la vase d'une mare à demi desséchée: le dernier tour dilaté (*ampliata* et *gibbosa*) ne laisse guère de doute à cet égard. La mare de Cointrin (12 exemplaires de la coll. J. Favre, à Genève), actuellement desséchée, était également très boueuse au moment où M. Favre a fait sa récolte, comme il a bien voulu nous le communiquer. Quant à la station

d'Orny (Entreroche), il s'agit d'une tourbière abandonnée, peu fournie en végétation, et dans laquelle les Limnées rampent sur la tourbe même. Les formes à 1,67 de Châtel-St-Denis, d'autre part, habitent de petites mares fangeuses et fréquemment à sec, sur le pourtour du lac de Lussy, la population de ce petit lac-étang présentant une moyenne de 1,81 et étant évidemment de la même race. La population de 1,66 de Roche, enfin, habite un canal peu riche en végétation et dans lequel le courant était rapide au moment de notre récolte. Il s'agit donc ici d'une morphose tendant vers la var. *Rhodani*, mais non héréditaire, comme nous l'a prouvé un élevage (la forme de Roche donne en aquarium un type très allongé)[1].

Nous pouvons donc conclure que les phénotypes les plus contractés d'eaux tranquilles, sans influence lacustre connue sont de 1,66-1,67 et ne se rencontrent que dans des mares fangeuses, des canaux à courant appréciable ou des tourbières peu garnies de plantes, les mêmes formes présentant un phénotype tout différent dès qu'elles se trouvent déposées en d'autres milieux (cf. lac de Lussy et Roche).

Il reste une dernière question à examiner ici. Les stations dont nous venons de faire la statistique ne sont pas également réparties, tant s'en faut, de l'une à l'autre des régions de notre territoire. Est-ce l'indice que l'exploration de ces régions a été insuffisante, ou peut-on découvrir quelqu'hypothèse explicative ?

Nous pouvons classer nos stations en trois groupes (en éliminant celles de Payerne et de Thoiry que j'ai indiquées dans le tableau simplement, pour compléter l'idée que l'on doit se faire de la variabilité de l'espèce) : 1° la plaine du Rhône ; 2° le plateau vaudois et genevois avec le Jura ; 3° la plaine située entre les lacs subjurassiens et les plaines de Bienne-Soleure, Orbe et de la vallée inférieure de la Broie. Les moyennes des stations de ces groupes sont respectivement de 1,79, de 1,77 environ (en comptant les fractions) et de 1,76. Notons, d'ailleurs, que la moyenne des individus récoltés (indépendamment du calcul par stations) s'est trouvée également de 1,79 pour la plaine du Rhône, de 1,768 pour les plaines subjurassiennes et de 1,78 pour le reste des stations.

A quoi peuvent être dues ces divergences ? Deux hypothèses sont concevables. La première consisterait à faire intervenir l'influence

[1] Voir pl. 4, fig. 78-79 et, pour la forme d'aquarium les fig. 80-81.

des lacs. Les territoires réunis sous le troisième groupe (plaines subjurassiennes) ont en effet tous été recouverts, depuis la dernière glaciation, par des nappes lacustres. Le grand lac subjurassien décrit par SCHARDT s'étendait des Mormonts (de la station d'Orny) à Soleure. Il se pourrait donc que l'existence de cet ancien lac explique le caractère en moyenne contracté de la population de ce territoire, soit par un phénomène de sélection (les lacs auraient éliminé les formes allongées), soit par l'hérédité des formes lacustres elles-mêmes. En effet, les groupes 1 et 2 de stations (plaine du Rhône, Plateau et Jura) n'ayant pas connu le passé lacustre, les stations en sont en moyenne plus allongées: 1,79 et 1,78, ensemble 1,787 (la moyenne par individu donne ensemble 1,790).

La seconde hypothèse consisterait simplement à faire intervenir la nature des stations en jeu. Il est connu depuis longtemps que les Limnées d'un fossé ou d'un canal n'ont pas la même forme que celles d'un marais, etc. En moyenne, comme nous le verrons plus loin (§ 5), les marais encombrés de végétation contiennent des phénotypes plus contractés que les canaux ou les étangs à eaux libres. Il se pourrait donc que les plaines subjurassiennes soient plus riches en marais proprement dits que la plaine du Rhône par exemple, d'où la faible différence des moyennes observées. Or, il semble bien que les stations ne soient pas réparties de manière homogène dans nos trois groupes. Les plaines subjurassiennes sont effectivement riches en marais qui subsistent encore ou qui ont été tout récemment asséchés en partie (vers 1890): le Seeland, la plaine d'Orbe, etc. Au contraire, les stations étudiées en plaine du Rhône consistent surtout en petites mares à niveau très variable (dépendant des infiltrations du Rhône) et peu riches en végétation. Les marais d'Ardon et de Saillon, par exemple, malgré leur étendue actuelle ou dans un passé récent, présentent certainement un autre caractère que les marais du Seeland. Quant aux stations du groupe 2, ce sont surtout les lacs-étangs qui haussent leur moyenne.

Quelque séduisante que soit la première de ces deux hypothèses, les faits nous contraignent d'adopter la seconde. Tout d'abord, nous constatons que les différences d'un territoire à l'autre consistent beaucoup plus en un déplacement des moyennes qu'en une opposition des extrêmes: on trouve des stations de 1,66-1,67 et d'autres de 1,88-1,90 dans les trois groupes.

En second lieu, si nous comparons ces groupes de stations

aux populations étrangères, nous retrouvons les mêmes écarts. Neuf cents *stagnalis* belges mesurées dans les collections de Bruxelles et de Liége nous ont donné une moyenne de 1,804, alors que cinq cents individus français des collections Locard, à Paris, Bourguignat, à Genève, etc., se sont trouvé présenter une moyenne de 1,763. On ne saurait cependant invoquer ici une influence des lacs.

Enfin, lorsqu'on peut suivre avec le temps l'évolution d'une station, on observe une légère contraction au fur et à mesure que le marais proprement dit l'emporte sur le lac-étang, etc. Ainsi la station de Rouelbeau, étudiée par Favre [1] a passé de 1,85 (craie lacustre) à 1,78 (actuellement), le Loclat de 1,86 à 1,82, etc. A cet égard, on peut se demander si les stations de la plaine du Rhône valaisanne ne sont pas plus proches des conditions anciennes que les stations subjurassiennes, en tant que les premières sont conditionnées par un climat plus sec et plus continental. Il semble bien, en effet, que les stations subfossiles connues soient en moyenne à phénotype plus allongé que les stations actuelles (voir § 9).

En bref, si les lacs subjurassiens ont eu quelqu' influence sur les phénotypes du territoire correspondant, c'est, semble-t-il, indirectement, en augmentant l'étendue des marécages, et non directement par sélection ou hérédité. Quoiqu'il en soit de ce dernier point, le problème subsiste, en ce qui concerne les régions avoisinant les lacs, de savoir quelle est la limite exacte du domaine de variation des formes d'eaux tranquilles et du domaine proprement lacustre. Tout ce qui suivra est conditionné par cette question préliminaire, que nous allons maintenant chercher à résoudre en étudiant les stations lacustres et intermédiaires, puis la courbe des individus.

§ 2. Les stations lacustres et intermédiaires.

Nous avons mesuré plus de 10.000 exemplaires de l'espèce récoltés dans les trois lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat et dans le Léman, ainsi que dans les stations avoisinantes (rivières, mares en communication avec les lacs et étangs résultant de la baisse du

[1] *Les mollusques post-glaciaires et actuels du bassin de Genève.* Mem. Soc. Physique, Genève, 1927, vol. 40.

niveau des lacs subjurassiens lors de la correction des eaux du Jura en 1890). Il convient d'étudier ces territoires, par stations, avant de procéder à une analyse détaillée de la courbe des individus. L'étude des populations comme telles constitue, en effet, une introduction indispensable à l'analyse biométrique, car elle fournit d'emblée les cadres dans lesquels viendront s'insérer les statistiques portant sur le détail, ces dernières risquant sans cela de demeurer artificielles.

Nous avons examiné 165 stations des quatre grands lacs mentionnés. Nous ne comptons pas le lac de Joux ou les lacs-étangs plus petits dans le domaine lacustre, parce que les formes *lacustris*, etc., ne s'y rencontrent pas. Quant à la délimitation des stations, nous nous soumettrons aux mêmes règles que précédemment. Seulement, comme on peut différencier les stations à l'infini, sur les rives d'un même lac, je n'ai pas cherché à tout mesurer, comme c'est le cas pour les marais, mais simplement à explorer les stations différant notablement les unes des autres par leur population. Ce n'est que sur les rives du lac de Neuchâtel comprises entre la Pointe du Bied et la Tène que l'analyse a été poussée dans le détail.

Voici d'abord la liste des stations, caractérisées par leur indice C moyen:

I. *Lac de Neuchâtel.* A. *Faune littorale* (91 stations):

La Tène 1,47; 1,66 et 1,72.
Préfargier 1,47; 1,40; 1,37.
Marin 1,41; 1,58; 1,48; 1,53; 1,62; 1,45; 1,46; 1,49; 1,50; 1,53 et 1,42.
St-Blaise 1,54; 1,42 et 1,33.
Rouges-Terres 1,38 et 1,59.
Port d'Hauterive 1,55; 1,35.
Champréveyres 1,34.
Monruz 1,33; 1,56; 1,35 et 1,36.
Les Saars (Neuchâtel) 1,33; 1,35; 1,40.
Maladière (port) 1,58.
Quais et port de Neuchâtel 1,30 et 1,39.
Baie de l'Evole 1,36; 1,33; 1,35.
Serrières 1,35 et 1,36.
Auvernier 1,32 et 1,35.

Colombier 1,42; 1,50 et 1,56.
Pointe du Bied 1,34.
Petit Cortaillod 1,38; 1,40 et 1,54.
La Tuilière 1,38.
Pointe du Grain 1,37.
Le Châtelard 1,36.
Bevaix 1,36; 1,38 et 1,66.
Chez le Bart 1,34.
Sauges et St-Aubin 1,31 et 1,31.
St-Aubin-Vaumarcus 1,35 et 1,49; 1,55.
La Raisse 1,31 et 1,32.
La Lance 1,30.
Concise-Yverdon 1,35; 1,45; 1,49; 1,54; 1,63; 1,66 et 1,70.
Yvonand 1,60 et 1,63.
Estavayer 1,49; 1,51 et 1,62.
Chevroux-Port Alban 1,50.
Pointe de Montbec 1,43.
Champmartin 1,53 et 1,54.
Cudrefin 1,63; 1,59; 1,51 et 1,42.
La Sauge 1,60 et 1,69.
La Réserve (Witzwil) 1,63 et 1,65.
Grand Marais 1,58; 1,60 et 1,62.

B. *Faune sublittorale* (5 stations):

Monruz (10 m.) 1,60.
Entre la Pointe du Bied et le Petit Cortaillod 1,77.
Bout du Grain (15-30 m. ?) 1,73.
Montbec près Cudrefin 1,80.
Port Alban 1,77.

II. *Lac de Morat* (9 stations):

Morat 1,45.
Faoug 1,45.
Salavaux 1,51.
Guévaux 1,69.
Motier-Vully 1,56.
Praz 1,50 et 1,51.
Nant 1,54 et 1,60.

III. *Lac de Bienne.* A. *Stations littorales* (14 stations):

Cerlier 1,55 et 1,66.
Neuveville 1,55.
Gleresse 1,47.
Douanne 1,45 et 1,46.
Nidau 1,48.
Locraz 1,54 et 1,66.
Ile de St Pierre 1,49; 1,45; 1,57; 1,45 et 1,50.

B. *Stations sublittorales* (2 stations):

Ile de St Pierre 1,85.
Locraz 1,79.

IV. *Lac Léman.* A. *Faune littorale* (34 stations, coll. Favre):

Les Grangettes (Villeneuve) 1,68.
Ile de Salagnon (Clarens) 1,51.
Cully 1,45 et 1,46.
Villette 1,49.
Paudex 1,50 et 1,49.
Pully 1,46 et 1,56.
Ouchy 1,45.
Embouchure de la Chambronne 1,51.
Les Pierrettes (St Sulpice) 1,49 et 1,58.
Le Boiron 1,52.
St Prex 1,50.
Rolle 1,52.
Bursinel 1,49.
Chanivaz 1,56.
Port Worth 1,52.
Nyon 1,42.
Crans 1,37.
Coppet 1,41.
Mies 1,44.
Genthod (port) 1,53.
Embouchure du Vengeron 1,47.
Port de Genève 1,51.
Cologny 1,50.

La Belotte 1,59.
Bellerive 1,41.
Pointe à la Bise 1,58.
Anières (port) 1,55.
Chevran 1,47.
Tougues 1,51.
Entre Nernier et Yvoire 1,51.

B. *Faune sublittorale* (Favre 10 stations):

Genève (16-18 m.) 1,63.
La Belotte 1,73 à 17 m.; 1,81 à 23 m. et 1,87 à 27 m.
Chevran-Hermance 1,76 à 5-10 m. et 1,70 à 15-18 m.
Hermance 1,56 à 2-3 m.
Tougues 1,61 (19 m.).
Nernier 1,68 (20 m.).
Nyon 1,56 (25 m.).

Si nous groupons par 3 ces 165 stations, nous obtenons la courbe suivante:

1,29	*1,32*	*1,35*	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*
5	9	16	8	9	14	15	20	16	14

1,59	*1,62*	*1,65*	*1.68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*
8	8	6	6	3	2	2	2	1	1

On voit que cette courbe [1] n'a nullement la régularité de la courbe des stations non-lacustres. Ce fait indique d'emblée que la population des lacs n'est pas homogène, mais essentiellement complexe. Il est probable, il est vrai, qu'en multipliant le nombre des stations on arriverait à une courbe plus régulière, bien qu'asymétrique par étirement sur la droite (c'est ce que donnera la courbe des individus), mais il n'est pas intéressant de mettre son temps à tenter cette aventure. Ce qui est certain, c'est que les 160 premières stations d'eau calme dont nous avons mesuré les populations donnent une courbe de dispersion beaucoup plus homogène que ces 165 stations lacustres.

[1] Voir la courbe en pointillé (courbe II) de la fig. 3 (p. 303).

En second lieu, il est visible que cette courbe chevauche sur celle des stations de marais. Les 23 stations aux phénotypes les plus allongés de l'ensemble pourraient être des stations non-lacustres. Ce fait, joint à la complexité de la dispersion, nous montre combien il va être délicat de délimiter exactement quel est le type de l'espèce et ce que les lacs ont produit en fait d'accommodations phénotypiques ou d'adaptations héréditaires.

Notons, en outre, d'emblée que la population varie d'un lac à un autre.

	1,29	*1,32*	*1,35*	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*
Lac de Neuchâtel litt. . .	5	9	15	8	6	3	6	5	10	5
Id. sublitt. (avec sublitt. Bienne).										
Bienne et Morat						6	3	4	4	2
Léman litt.			1		3	5	6	12	2	5
Id. sublitt.										2

	1,59	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*
Lac de Neuchâtel litt. . .	4	7	4	2	1					
Id. sublitt. (avec sublitt. Bienne).	1				1	1	2	1	1	
Bienne et Morat	1		2	1						
Léman litt.				1						
Id. sublitt.	1	1		2	1	1		1		1

Nous pressentons, ainsi dès l'examen des stations, l'existence d'une variété de moyenne 1,35, spéciale au lac de Neuchâtel (v. *bodamica*) et de formes oscillant entre 1,40 et 1,60 (*lacustris* et *intermedia*) dont la signification sera plus difficile à préciser. Tout converge donc pour nous pousser à étudier d'une manière soigneuse les variétés intermédiaires entre la forme lacustre et la forme d'eau tranquille de notre espèce de Limnée. Sans cette connaissance des zones frontières, toute discussion sur l'hérédité de ces formes resterait imprécise. D'autre part, l'examen des zones frontières suffit à lui seul, sur bien des points, à suggérer des hypothèses, que l'élevage sera seul, il est vrai, à pouvoir contrôler. Examinons de ce point de vue les stations fluviales, les mares en communication avec les lacs et les mares résultant d'un abaissement de niveau des lacs.

On trouve dans les fleuves et les rivières d'un certain volume une forme intermédiaire entre le type de l'espèce et les var. *lacustris-bodamica*. Kobelt l'a nommée v. *Rhodani*, d'après des exemplaires provenant du Rhône à Genève. Nous avons trouvé sur notre territoire les quelques stations suivantes:

Le Rhône: 1,58 au pont de Sous-Terre, à Genève (Favre);

La Thielle: 1,52 à la Poissine; 1,48 à Thielle; 1,60 et 1,64 au Pont de St-Jean;
L'Aar: 1,50 à Nidau; 1,57 après l'écluse; 1,62 entre Gotstatt et Meienried et 1,67 à Soleure.

On voit que ces populations sont intermédiaires entre les formes lacustres et les formes d'eau tranquille, mais que toutes rentrent dans le domaine de variation des lacs. Deux constatations s'imposent à cet égard et nous conduisent d'emblée à considérer la v. *Rhodani* comme dépendant héréditairement des formes lacustres. La première c'est que la v. *Rhodani* n'existe, sur notre territoire au moins, qu'à la sortie des lacs. FAVRE (*loc. cit.*, p. 238) signale la forme dans le Rhône, mais jusque sous Meyrin seulement. De notre côté, nous avons exploré certains grands canaux à courant rapide, dans la plaine du Rhône, comme le grand canal à Noville, sans trouver autre chose qu'une forme de 1,73 semblable à celle des marais (même phénomène au Seeland, dans le « Grand Canal »). Il est frappant, d'autre part, de constater que la forme *Rhodani* est très peu citée dans la littérature. Les exemplaires fluviaux que nous avons mesurés dans les musées sont, en effet, tous très allongés: dans la Seine, au Pecq, une petite forme subulée (coll. BOURGUIGNAT à Genève), dans l'Allier, à Vichy, cinq exemplaires à 1,90 de moyenne (même coll.), dans l'Elbe, à Hambourg, un exemplaire à 1,72, un autre à 1,91, etc. Par contre, dans le Rhin, on trouve (Insel Werd, près de Stein) une forme à 1,61, qui est une *Rhodani* due à une adaptation fluviale des *lacustris* du lac de Constance (ces îles sont situées à la sortie de l'Untersee).

En second lieu, il est frappant de constater que plus on s'éloigne des lacs, plus la var. *Rhodani* s'allonge. On pourrait, il est vrai, attribuer cela à une diminution progressive du courant des rivières, mais rien ne permet de constater cette diminution. A Soleure, l'Aar coule avec autant de force (sinon plus rapidement) qu'à Gotstatt ou à Nidau. Cependant, la forme de Soleure pourrait être une forme d'étang (1,67, voir pl. 6 fig. 60 et 61), tandis que les formes de Nidau (à 500 m. de la sortie du lac de Bienne et à 2-3 km. du lac) sont de 1,50 et 1,57 (voir pl. 6 fig. 25-26), et que les formes situées à mi-chemin entre Bienne et Soleure sont de 1,62. Même phénomène dans la Thielle, entre les lacs de Neuchâtel et de Bienne. Le courant de cette rivière est pratiquement constant, le pays étant plat (un

mètre de différence de niveau entre les deux lacs, d'après les cartes, donc un mètre de différence pour 6 à 7 km. de longueur). Or, les formes des stations proches du lac de Neuchâtel sont de 1,48 (voir pl. 6 fig. 57-58) à 1,52, celles des localités plus éloignées de 1,60 à 1,64. La raison, qui ne saurait tenir aux conditions du milieu (dans les deux cas ces Limnées habitent dans les fentes des glacis dont est bordé le canal) semble être, très simplement, la suivante: les formes contractées de Thielle constitueraient le prolongement des *lacustris* du lac de Neuchâtel (1,47 à la Tène, 1,45 à Préfargier, etc. tandis que les formes plus allongées seraient mélangées avec les variétés à 1,70-1,75 qu'on trouve dans la Vieille Thielle et qui sont naturellement entraînées de temps à autres dans la nouvelle Thielle. Le phénomène est le même dans l'Aar: près de Meienried, de nombreux marais déversent leur trop-plein dans l'Aar lui-même, au moyen de canaux dont nous avons constaté qu'ils étaient peuplés de Limnées et précisément d'une forme intermédiaire entre la *Rhodani* et le type. Ainsi les marais de Meienried présentent un indice C de 1,71 et 1,76, l'Aar au même endroit de 1,62 et le canal joignant l'Aar à ces marais fournit une population de 1,68.

Donc, plus une station fluviale est proche d'un lac, plus elle reçoit d'apports de ce lac et plus la population en est contractée. Plus une station fluviale est éloignée des lacs, plus l'apport des marais pouvant communiquer avec la rivière contribue, par contre, à allonger le phénotype moyen.

Passons aux marais en communication avec les lacs. Ici le problème de l'hérédité se précise encore. Ces marais sont, en effet, aussi peu soumis aux vagues que des marais quelconques, mais ils sont reliés aux lacs par des chenaux plus ou moins allongés. Leur population est ainsi influencée par des apports lacustres; mais il est évident que la grande majorité des individus sont nés dans les marais même et ont vécu ainsi toute leur existence en eaux stagnantes. Or, pour la plupart, ces marais présentent, tout comme les rivières, des phénotypes intermédiaires entre ceux des lacs et ceux des eaux calmes. Voici la liste des stations que nous avons étudiées:

Léman (10 stations): Etang des Crénées, près de Versoix (communiquant avec le lac par un chenal) 1,58 (coll. FAVRE)[1]. Marais des

[1] Voir FAVRE, l. c. p. 238 et pl. 18, fig. 4.

Crénées (ne communiquant actuellement avec le lac que par la nappe phréatique, mais situé assez près pour avoir pu communiquer à une date récente) 1,60 (coll. Favre).

Embouchure de l'Aubonne (marais) 1,64.

Id. Flaque ayant été recouverte par les eaux d'un petit port, puis s'étant progressivement desséchée (les exemplaires récoltés étaient encore vivants, tapis sous des potamots à moitié secs) 1,94.

Embouchure du Boiron (deux marais séparés l'un de l'autre) 1,62 et 1,63.

Embouchure de la Venoge 1,61 et 1,71 (rive droite) et 1,67 (rive gauche).

Le Bouveret (mare derrière le cordon littoral) 1,66.

Lac de Neuchâtel (9 stations):

Marais à la Pointe du Grain (Bevaix) 1,65.

Boudry (établissement de pisciculture) 1,58.

Auvernier (grande mare) 1,59.

Port d'Hauterive (mare, actuellement desséchée, située à l'intérieur d'un terrain pris sur le lac, bordé de murs et exhaussé artificiellement par l'apport de déblais) 1,53 (voir pl. 6 fig. 55-56).

Marin (grande mare derrière le cordon littoral) 1,61.

Marin (mare située à 100 m. du lac, dans une propriété privée et communiquant avec le lac par un long et étroit fossé, habituellement à demi desséché et stagnant, mais pouvant être touché par l'eau du lac aux périodes de grandes crues) 1,62 (voir pl. 6 fig. 61-62). Dans le fossé: 1,65 (voir pl. 6 fig. 61-62).

Préfargier (mare derrière le cordon littoral) 1,68.

Witzwil (flaque: cf. la station de l'embouchure de l'Aubonne) 1,91.

Lac de Morat (2 stations):

Sugiez (marais, restes de la vieille Broie, à faible distance du lac et pouvant encore communiquer avec lui par l'intermédiaire de la Broie) 1,58 et 1,71.

Lac de Bienne (6 stations):

Locraz (deux étangs séparés, ayant communiqué avec le lac jusqu'en 1927 par des chenaux d'ailleurs à demi desséchés, mais actuellement séparés par des travaux de maçonnerie) 1,64 et 1,67.

Bienne (mare derrière l'établissement de bain et reliée au lac par un chenal) 1,66.

Gotstatt près Orpund 1,61; 1,62 et 1,63 (voir pl. 6 fig. 46-47). Ces trois stations, plus ou moins séparées les unes des autres, sont constituées par les marais de la vieille Thielle (la Thielle avant la correction des eaux de l'Aar) et quoique situées à quelques kilomètres du lac de Bienne, communiquent avec l'Aar actuel par un canal à eau courante, très caillouteux mais rempli de *stagnalis*. Ces populations sont ainsi toujours influencées par les *Rhodani* de l'Aar, donc par la *lacustris* du lac de Bienne, si nous admettons les hypothèses qui précèdent.

Ces 27 stations se répartissent comme suit:

1,53	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*
1	3	5	7	6	2	1	0	0	0	0	0	1	1

On voit ainsi que, à part les stations de Witzwil et de l'embouchure de l'Aubonne, dont nous avons déjà parlé à propos des stations de marais, ces populations sont, comme celles des rivières, intermédiaires entre les formes lacustres et les formes d'eau stagnante. Cependant, répétons-le, elles vivent en eaux immobiles. Ce ne sont que des œufs ou des exemplaires très jeunes de lac qui peuvent pénétrer dans de telles stations. Le faciès des coquilles l'indique immédiatement: il s'agit de très gros exemplaires *turgida* et cf. *borealis*, très différents de la forme des grèves situées à quelques mètres de là, ou de petits exemplaires fragiles et foncés, également très distincts des morphoses lacustres. En outre, nous n'avons compris dans ces stations que les marais reliés, il est vrai, aux lacs par des canaux, mais jamais recouverts par la nappe lacustre elle-même, autrement dit échappant totalement aux vagues. Il existe, en effet, de nombreuses mares momentanées, ou même de nombreux marais qui sont périodiquement (une ou plusieurs fois par an) couverts par les eaux des lacs: nous les avons tous comptés parmi les stations lacustres, par exemple les mares de la grève de Colombier, les marais situés derrière le môle de la Tène (et influencés par les vagues lors des grandes crues), les marais de Witzwil, de la Sauge, de Cerlier, etc., etc. Les présentes stations posent donc un problème intéressant d'hérédité. Leur population étant voisine, par les indices moyens C, de celle des lacs, faut-il admettre que des mutations spéciales aux lacs subsistent en de

telles conditions, ou simplement que les lacs ayant agi par sélection sur les génotypes, nous sommes ici en présence de races pures, pouvant habiter les marais du territoire entier, mais se trouvant toujours mélangées à d'autres races dans les stations non dépendantes du régime lacustre ? Nos élevages nous permettront de résoudre en partie la question.

Le problème se pose de manière encore plus précise en ce qui concerne un dernier groupe de stations: les étangs actuellement indépendants des lacs, mais ayant été autrefois recouverts par la nappe lacustre. On sait, en effet, que vers 1890, à la suite de la correction des eaux du Jura et de l'aménagement des canaux actuels de la Thielle et de l'Aar, les eaux des trois lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat ont été abaissées de 2m. 80 en moyenne. De grandes étendues ont été ainsi mises à découvert, qui ont été assainies et cultivées par l'établissement pénitentiaire de Witzwil. Nous avons naturellement cherché à retrouver sur ces territoires les restes du lac de Neuchâtel d'avant 1890 pour voir jusqu'à quel point les formes lacustres s'étaient conservées. Dans la plaine du Seeland proprement dit, nous n'avons rien découvert d'intéressant: les quelques rares marécages datant du lac sont peuplées par des formes vulgaires, ainsi que les canaux creusés depuis lors. Cela n'a d'ailleurs rien d'étonnant: les anciennes frontières du lac étaient très indécises (tout le pays n'était qu'un vaste marais, le « Grand Marais » ou « Seeland ») et les formes les plus diverses de Limnées devaient s'y côtoyer, comme c'est le cas aujourd'hui encore sur les grèves de Witzwil et de la Tène (1,47 à 1,72). Avec le retrait du lac et le dessèchement progressif du marais, il n'est plus demeuré que les formes allongées dans les quelques tourbières et les quelques canaux qui constituent les seules stations du Seeland. Par contre, dans la région immédiatement voisine de la Maison-Rouge, nous avons pu retrouver presqu'intacts les restes de l'ancienne nappe lacustre. On sait que la Maison-Rouge, actuellement sur territoire bernois et sur la rive droite de la Thielle, servait autrefois de maison de péages et se trouvait située sur une sorte de promontoire (elle est bâtie sur la terrasse de quatre mètres que l'on peut suivre dès la Tène, tout le long du bois d'Epagnier), à l'extrémité sud-est du canton de Neuchâtel et au point de départ de la vieille Thielle. Par conséquent, la Maison Rouge était baignée au sud et à l'est par le lac (on accrochait les bateaux aux anneaux qui se trouvent

encore sur le côté est de la maison), et ce n'est qu'à une cinquantaine de mètres d'elle, au nord, que débutait la vieille Thielle. Or, il existe toujours autour de la Maison Rouge d'importants marécages, situés dans l'ancien lit du lac et aux débuts mêmes de l'ancienne Thielle. Ces étangs se trouvent à l'est et au nord de la maison. D'autre part, au sud de la ligne du chemin de fer (de la « Directe » Neuchâtel-Berne), à quelque 100 m. de là, se trouvent deux étangs communiquants situés également sur l'ancien emplacement du lac. Nous les appellerons « étangs de la Directe ». Enfin, sur la rive gauche de la Thielle (actuelle), sous Epagnier, nous avons pu trouver un étang, actuellement desséché, datant également de l'ancien lac, soit qu'il ait été entièrement recouvert par les eaux d'avant 1890, soit qu'il ait été en communication avec elles.

Or ces trois groupes de marécages (c'est en cela qu'ils diffèrent des 27 stations précédemment énumérées) n'ont pas de communication actuelle avec le lac de Neuchâtel. Ils sont alimentés par la nappe phréatique, et sont situés à une distance suffisante du rivage actuel (500 m. au moins), pour que les apports éventuels d'œufs ou de jeunes, amenés par les oiseaux, soient entièrement négligeables. Leur trop-plein se déverse, il est vrai, dans la Thielle et, par là, il pourrait y avoir apport de *Rhodani*, mais c'est au moyen des tuyaux passant sous la route, et nous n'avons jamais vu de *Rhodani* remonter ces canalisations [1]. D'autre part, les Limnées habitant ces étangs sont si semblables aux formes qui se rencontrent encore sur toute la grève de Witzwil que la continuité ne laisse aucun doute. Les élevages confirmeront cette parenté. En bref, et c'est là l'intérêt de ces stations, les populations de la Maison Rouge et des environs présentent des phénotypes plus lacustres que non-lacustres:

Etangs de la Directe: 1,61 et 1,59 (voir pl. 6 fig. 11-14).
Maison Rouge: 1,59; 1,61; 1,60 et 1,58 (voir pl. 6 fig. 15-20).
Epagnier: 1,61.

Tous ces indices sortent ainsi des moyennes des stations ordinaires d'eau stagnante. Le problème sera donc de dégager la nature de ces types: s'agit-il d'une race propre aux lacs et se conservant héréditairement dans les eaux stagnantes datant de l'ancien lac, ou s'agit-il

[1] En outre l'élevage prouve que la race de ces *Rhodani* diffère de celle des étangs en question.

d'une race commune à toutes les eaux, habituellement mêlée à d'autres races, mais sélectionnée dans le cas particulier par le fait que l'ancien lac aurait éliminé les formes allongées ? Une minutieuse étude statistique des individus eux-mêmes et une analyse génétique en aquarium peuvent seules, et encore à condition de combiner ces deux méthodes, résoudre un tel problème.

Notons enfin que le phénomène que nous venons de mettre en lumière n'est pas spécial aux mares de la Maison Rouge. Les stations de Marin 1,62 et 1,65, Sugiez, Locraz et de Gotstatt présentent les mêmes particularités, mais comme des apports actuels de formes lacustres ou fluviales ne peuvent être exclus, nous les avons classées dans les mares en communication avec le lac. L'étang de Marin (propriété particulière), dont nous avons parlé plus haut, est évidemment un reste de l'ancien lac d'avant 1890. Aussi bien est-il habité par une forme identique à celle de la Maison Rouge (voir pl. 6 fig. 53-54) Les deux stations de Sugiez sont constituées par un bras de la Vieille -Broie, à sa sortie de l'ancien lac de Morat, et l'une de ces deux populations rappelle de près celle dont nous venons de parler. Les formes de Locraz sont un peu plus allongées, mais les étangs dans lesquels elles vivent sont les restes d'une baie du lac de Bienne (d'avant 1890) qui était beaucoup moins exposée aux vagues que les rivages de Marin et de la Maison Rouge. Enfin, les étangs de Gotstatt sont occupés par une variété identique à celle de la Maison Rouge (voir pl. 6 fig. 46-47): or, il s'agit de marécages remplissant un ancien lit de la Thielle (la rivière sortant du lac de Bienne avant la correction des eaux du Jura s'appelait encore la Thielle, puisqu'elle ne contenait pas les eaux de l'Aar, laquelle passait à cette époque par Aarberg-Lyss-Busswil et Meienried) et la Thielle était sans doute peuplée de *Rhodani* comme l'est aujourd'hui l'Aar, entre le lac de Bienne et Meienried. Un ensemble de faits confirme ainsi ce que nous venons de dire des étangs de la Maison Rouge.

§ 3. Statistique générale des stations.

Si nous groupons en un seul tout les stations énumérées précédemment, nous obtenons la courbe suivante:

1,29	*1,32*	*1,35*	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*
5	9	16	8	9	14	16	22	17	20	20

1,62	1,65	1,68	1,71	1,74	1,77	1,80	1,83	1,86	1,89	1,92
17	20	25	32	39	46	37	27	13	4	1

Un certain nombre de constatations sont déjà possibles, qui nous guideront dans notre analyse ultérieure. Il semble que cette courbe présente, sinon quatre sommets nets, du moins quatre régions intéressantes (voir fig. 3). En premier lieu, vers la moyenne 1,35 on trouve un groupe de stations qui correspondent à la forme *bodamica* typique, celle des endroits les plus agités du lac de Neuchâtel. Il y a là un premier problème: quelles sont les limites de variations de cette forme et est-elle héréditaire ? En second lieu, on observe

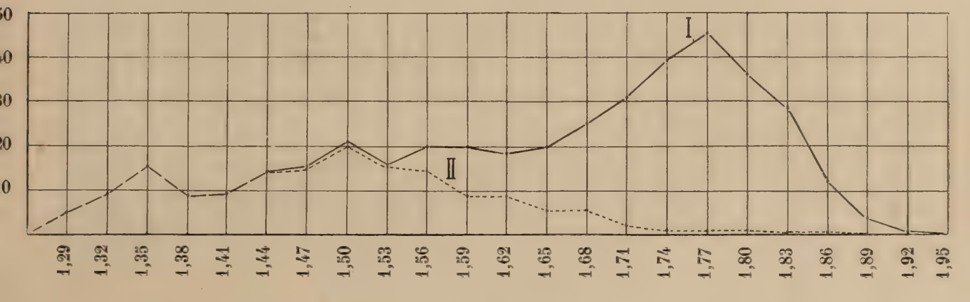


FIG. 3.

Courbes de fréquence des stations.
Courbe I = courbe totale.
Courbe II = courbe des stations lacustres.

un sommet assez net vers 1,50, qui correspondra, comme nous le verrons, au sommet de la courbe des individus de lacs. Il s'agit de la var. *lacustris*, moins contractée, qui prédomine dans le Léman et se rencontre également dans les lacs de Bienne et de Morat, ainsi que dans un grand nombre de stations semi-agitées du lac de Neuchâtel. C'est, en outre, la moyenne des *Rhodani* les plus accentuées, celles des débuts de la Thielle, à partir de la Tène et de l'Aar à Nidau. Cette forme est-elle héréditaire et se distingue-t-elle en aquarium des *bodamica* de 1,35 ? Second problème important. En troisième lieu, nous constatons qu'il existe, entre cette variété et les formes d'eau stagnante un certain nombre de populations de moyenne 1,56-1,61, habitant les marais en communication avec les lacs ou les marais datant de l'ancien lac de Neuchâtel. Quelle est la signification de ces formes ? Troisième problème à résoudre. Enfin, nous voyons se dégager, de 1,65 à 1,89, la masse des stations

d'eaux calmes, donc le type même de l'espèce. Cette partie de la courbe est quelque peu asymétrique, à cause de la convergence entre les populations lacustres les moins contractées et les formes d'eau stagnante les plus contractées. C'est d'ailleurs aux influences lacustres également qu'était due l'asymétrie légère de la courbe de la p. 286, comme nous l'avons noté précédemment. Le quatrième problème qui se pose est ainsi de savoir si le type de l'espèce en eaux calmes est homogène, malgré ses fluctuations phénotypiques, ou s'il recèle un complexus de génotypes distincts eu égard à la contraction de la coquille.

Pour résoudre ces quatre problèmes, la première chose à faire dorénavant est de procéder à une analyse minutieuse des courbes de fréquence des individus eux-mêmes, ainsi que des relations existant entre ces divers phénotypes et les conditions du milieu ambiant. Il s'agit, en effet, de connaître les limites exactes des phénotypes prédominant et leurs connexions avec la nature du milieu extérieur. Cette double analyse n'a été qu'amorcée par ce qui précède. Un degré d'approximation de plus est maintenant nécessaire.

§ 4. La courbe de variation des individus non-lacustres.

Ce n'est pas chose aisée que d'établir sans arbitraire une courbe de fréquence. On croit volontiers qu'il suffit de récolter au hasard tous les individus qui vous tombent sous la main, pour cette raison que plus le hasard est grand plus la courbe est objective. En gros, il va de soi que le raisonnement est correct : le statisticien qui irait à dessein explorer de préférence les stations dont les individus feront pencher la courbe dans un sens ou dans l'autre se rendrait assurément coupable, non seulement de ce « mensonge par statistique », dont un connaisseur disait qu'il constitue la forme la plus raffinée du mensonge, mais plus vulgairement du mensonge « par omission ». Seulement, lorsqu'on récolte son matériel « au hasard », s'agit-il bien du hasard au sens physique du mot, ou n'y a-t-il hasard que dans les démarches du chercheur ? Le hasard se définit mathématiquement par l'égalité des cas possibles. Or, les individus sont répartis avec des fréquences très différentes selon les divers milieux. Etant donné que l'espèce vit dans les canaux, les marais, les étangs,

les lacs-étangs, etc., dans des proportions numériques (inconnues) x, y, z et u, etc., on devrait donc, pour qu'il y ait « hasard », récolter, en se promenant sans intention de choisir, des représentants des canaux, des marais, etc. dans les mêmes proportions numériques x, y, etc. Comme les formes correspondant à ces différents milieux présentent des caractères assez divergents (nous verrons au § 5 que les formes de fossés sont en moyenne très allongées, celles des étangs fangeux très contractées, etc.), ce n'est qu'en tenant compte de la fréquence des individus propre à chaque type de station que l'on parviendra à dresser un tableau objectif de la variabilité de l'espèce. Malheureusement, ce n'est pas du tout ainsi que les choses se passent, parce que, en se promenant « au hasard » on ne rencontre pas du tout les individus dans les proportions dans lesquelles ils sont en fait répartis dans la nature, pour cette raison très simple que la nature ne livre pas les individus « au hasard », mais cache soigneusement les uns alors qu'elle étale les autres aux yeux du collectionneur. Voici par exemple deux stations, Cornaux (1,74) et le Loclat (1,82), également éloignées de la moyenne de l'espèce (1,78), mais en sens inverse. La station de Cornaux consiste en de grandes mares peu profondes, où grouillent les *stagnalis* et qui, de temps en temps, se dessèchent complètement. J'ai pu ainsi y récolter des milliers d'exemplaires sans autre fatigue que celle de se baisser. Le Loclat, par contre, est un lac-étang beaucoup plus étendu que les mares de Cornaux et profond d'une dizaine de mètres. Les bords en sont abrupts et tapissés d'une végétation qui rend très difficile la pêche. Il est certes aisé de récolter des Limnées qui touchent à la surface, mais on n'en obtient ainsi qu'une cinquantaine par après-midi. L'espèce y est sans doute aussi abondante qu'à Cornaux, étant données les dimensions de ce laguet, mais les coquilles mortes roulent au fond de l'eau et échappent à toute investigation méthodique. Si l'on n'y prend garde, voilà donc une statistique faussée par la nature elle-même au profit des formes contractées. Il est vrai qu'en d'autres circonstances ce sera l'inverse. Tel canal de Thielle à Witzwil (1,76 à 1,82) nous a fourni des milliers d'exemplaires, alors que tel marécage à 1,71 est resté très peu productif, parce que difficile à explorer et bien que sans doute très riche en individus. On pourrait donc dire que les erreurs se compensent. Mais c'est un peu commode. En fait, nous n'en savons rien, et nous ne savons surtout pas à partir de combien d'exemplaires (5.000 ou 5.000.000 ?)

les écarts se neutralisent réellement. Il reste toujours la possibilité d'« erreurs systématiques »: quoi qu'on fasse, les lacs-étangs un peu profonds resteront toujours moins aisés à explorer que de petites mares ou de petits fossés.

Ces considérations ne sont pas théoriques. Nous avons commencé par récolter « au hasard » 2.500 individus des environs de Neuchâtel, et par en chercher la courbe de fréquence. Cette courbe s'est trouvée à peu près régulière et nous avons considéré notre tâche comme terminée. Mais après avoir exploré la vallée du Rhône (dans laquelle les phénotypes sont en moyenne plus allongés) et après avoir ajouté ces nouvelles mesures aux précédentes, nous avons obtenu une courbe assymétrique, étirée sur la droite (du côté des formes allongées). Rien de plus simple: il suffit, dans un tel cas, de ramasser 1.000 exemplaires de plus dans les populations allongées et la symétrie réapparaît, la moyenne étant ainsi légèrement haussée. Lorsque vient la découverte de nouveaux territoires à type contracté ou allongé, la courbe se déplace naturellement une fois de plus, mais il reste facile de la redresser, avec un peu de patience. Pour opérer ces redressements, on sait d'avance qu'en allant dans tel canal, on trouvera tout ce qu'il faut comme formes allongées et dans tel marais tout ce qu'il faut comme formes contractées. Mais où s'arrêter ? Puisque nous cherchons avant tout à connaître la limite inférieure de contraction en eaux calmes, la question ne semble pas capitale: il suffit d'avoir vu des milliers d'exemplaires pour être à peu près certain de cette limite. Seulement, la détermination d'une limite dépend aussi de l'écart-étalon de la courbe et de la moyenne des individus, et c'est là que les choses restent arbitraires. Il nous faut donc trouver un procédé objectif d'investigation.

J'ai fini par opérer comme suit. Pour être sûr de ne pas aboutir à une moyenne trop élevée, j'ai mesuré plus de 2.000 exemplaires étrangers conservés dans les musées de Londres, Paris, Bruxelles, etc. Quant aux stations de notre territoire, j'ai commencé par me convaincre que ces stations constituaient un tout homogène (nous avons vu la chose au § 1). Il est vrai qu'une courbe de fréquence par stations est un peu arbitraire, mais en gros on voit bien, dès qu'on a exploré 100 ou 150 stations, s'il y a une répartition à peu près symétrique des populations et quels sont les extrêmes. Cela fait, j'ai groupé les stations en trois classes aussi égales que possible,

selon leurs écarts[1] et je me suis donné comme règle de ne pas mesurer un nombre donné d'exemplaires des stations de l'une des classes extrêmes sans en mesurer autant des stations de la classe inverse.

Les stations d'eaux calmes s'étageant entre 1,65 et 1,90, les trois classes seront: 1° 1,65-1,72 inclusivement; 2° 1,73-1,82 et 3° 1,83-1,90. La règle consiste donc à mesurer autant d'individus du premier groupe de stations que d'individus du troisième, quel que soit le nombre rencontré jusque-là d'individus du second groupe. Ce procédé me paraît éviter plus d'arbitraire qu'il n'en implique. Ce serait arbitraire assurément de chercher à récolter autant d'individus des groupes extrêmes que du groupe central. Mais il n'est pas question de cela, puisque le nombre d'individus du groupe central n'est pas fixé d'avance: il s'agit simplement de compenser les extrêmes l'un par l'autre lorsqu'on a déjà mesuré des milliers d'exemplaires au hasard. Il serait d'autre part tout à fait arbitraire de convenir que l'on cherchera autant d'individus mesurant 1,83 et au-dessus, qu'on en a trouvé mesurant 1,72 et au-dessous (ce serait fixer d'avance la moyenne qu'il s'agit justement de déterminer). Nous demandons simplement qu'il y ait autant d'*individus des stations ayant une moyenne de* 1,83 *et au-dessus* que des stations ayant une moyenne de 1,72 et au-dessous, ce qui est tout différent: un individu d'une station de 1,83 et au-dessus peut être un individu de 1,60, de 1,70 aussi bien que de 2,00 ou de tout ce qu'on voudra. On n'a donc pas à choisir les individus sur le terrain, ce qui serait ridicule. On choisit simplement le groupe de stations dans lequel on va continuer à chercher du matériel et lorsqu'on explore une station, on récolte et on mesure naturellement tout ce que l'on trouve.

Le procédé est d'autant moins arbitraire que, en gros, nous avons trouvé autant de stations de 1,83-1,90 que de stations de 1,65-1,72, et que, dans ces deux groupes, on trouve des stations très riches et des stations très pauvres en individus. Les stations de 1,87 et 1,88 près de Sion comprennent des milliers d'exemplaires vivant simultanément, comme les stations à 1,68 et 1,71 entre Soleure et Selzach, etc. En outre, la preuve qu'on ne préjuge pas, en procédant ainsi, de la forme définitive de la courbe, c'est que nous avons obtenu une courbe très symétrique pour les eaux stagnantes et notablement

[1] Il faut en tout cas que les deux classes extrêmes soient égales.

asymétrique pour les lacs, tout en soumettant respectivement les stations non-lacustres et les stations lacustres littorales à ce même traitement.

La courbe que nous allons discuter maintenant porte sur 8.000 exemplaires non-lacustres. Sur ces 8.000, 1.800 environ proviennent des stations de 1,83 et au-dessus, de 1.800 environ celles de 1,72

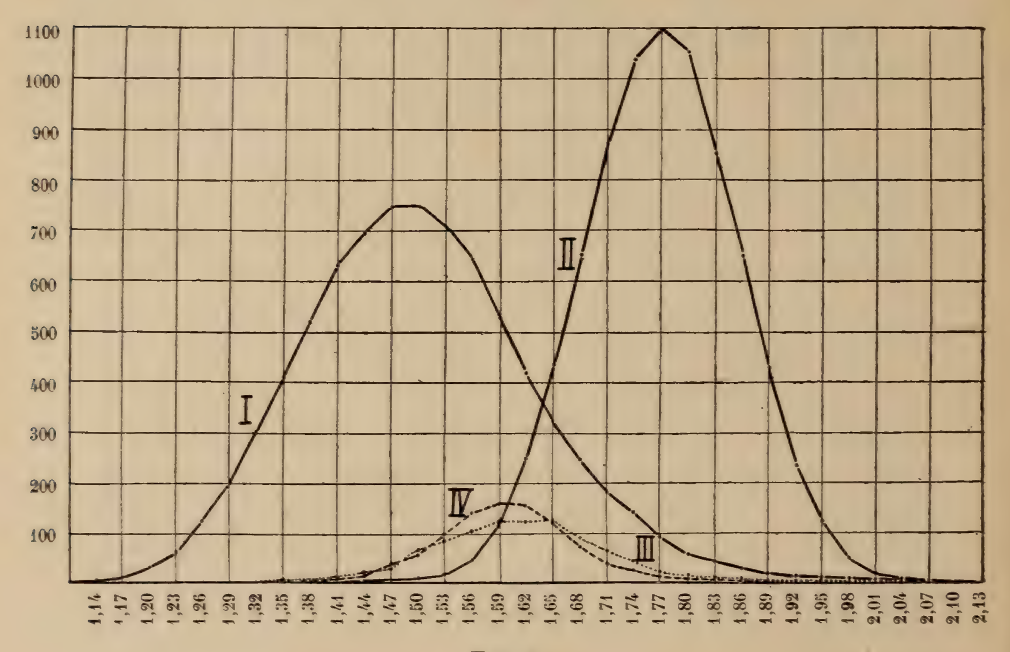


FIG. 4.

Courbes de fréquence des phénotypes en nature.
I. Individus lacustres.
II. Individus non-lacustres.
III. Individus des mares communiquant avec les lacs.
IV. Individus des mares datant de l'ancien lac de Neuchâtel.

et au-dessous et 4.400 des stations centrales. Comme celles-ci sont, par rapport aux deux groupes extrêmes, dans la relation de 4 à 3 à peu près, cela fait bien une répartition satisfaisante : 3.600 individus extrêmes contre 4.400 centraux. Quant aux stations centrales, lorsqu'on se trouve en présence de difficultés analogues à celles dont nous venons de parler, il suffit de les répartir elles-mêmes en trois sous-groupes et de tenir la balance égale entre les deux sous-groupes extrêmes.

Cela dit, voici la courbe obtenue [1]:

1,44	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*
1	2	5	20	52	120	257	440	658	870	1042	1100

1,80	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*	*1,98*	*2,01*	*2,04*	*2,07*	*2,10*
1053	853	646	434	237	128	54	19	6	2	1

On voit que cette répartition est remarquablement symétrique. Ce fait démontre que l'indice de contraction C correspond bien à des données naturelles. Quant aux constantes de cette courbe, la moyenne est de 1,782 (et elle correspond au médian et au mode); l'écart-étalon σ (= $\pm\sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2}$ selon le procédé de calcul indiqué par JOHANNSEN [2]) est de 0,0285. Avant de parler de la grosse question des extrêmes, notons encore que cette courbe correspond bien à la courbe théorique de 8.000 exemplaires calculée sur cet écart de 0,0285. Nous avons utilisé, pour le faire, les tables si pratiques données par JOHANNSEN (*loc. cit.*, p. 74-76). Les nombres ainsi calculés se sont trouvés de:

1,44	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*
1	2	8	24	57	128	249	426	652	879	1054	1110

1,80	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*	*1,98*	*2,01*	*2,04*	*2,07*	*2,10*
1049	863	636	417	237	121	55	22	6	3	1

On voit que les écarts sont faibles entre cette courbe théorique et la courbe empirique. Mais il ne faut assurément pas se faire d'illusion sur la valeur de cette convergence, puisque la courbe théorique est calculée sur les deux valeurs empiriques de la moyenne et de l'écart-étalon: si ces dernières valeurs variaient, la courbe théorique varierait naturellement aussi. Cette courbe ne sert donc qu'à contrôler si, étant donnés une certaine moyenne et un certain écart-étalon, on a trouvé une répartition symétrique et homogène des variations. Cela semble donc être le cas. Quant aux deux constantes critiques, nous pouvons les retenir également avec quelque confiance. La moyenne des quelque 2.350 exemplaires que nous

[1] Voir courbe II de la fig. 4 (p. 308).
[2] *Theorie der exakten Erblichkeitslehre*, 2[me] éd., p. 46.

avons mesurés dans les musées de Londres, Paris, Bruxelles, Genève, etc., s'est trouvée de 1,79 environ, ce qui montre bien que nous n'avons pas forcé la moyenne de nos 8.000 exemplaires suisses. Quant à l'écart-étalon, il s'est trouvé de 0,0275 environ pour les premiers 2.500 exemplaires récoltés près de Neuchâtel, de 0,0275 également pour les premiers 6.000 exemplaires (sans avoir compté encore la vallée du Rhône), de 0,0286 pour 7.500 exemplaires et finalement de 0,0285 pour 8.000. Les exemplaires des musées ne nous donnent pas, malheureusement, d'indications utiles sur ce point, parce qu'ils ont été presque toujours triés sur le terrain même comme étant les plus frappants, les collectionneurs ne cherchant pas à faire de la statistique, mais à choisir des types nets. Les extrêmes prédominent presque toujours dans les collections, sur les individus centraux, ce qui fausse le calcul de l'écart-étalon, tout en permettant un calcul approximatif de la moyenne. En bref, l'écart-étalon de 0,0285 est ou bien exact, ou bien un peu trop élevé, ce qui explique que les individus extrêmes (dans les deux sens) soient un peu plus nombreux dans la courbe théorique que dans la courbe empirique.

Venons-en maintenant à la question de la limite inférieure de contraction. C'est là un point très important pour nous, parce que cette détermination nous permettra seule de différencier les exemplaires de lacs, ou ayant subi une influence lacustre, des exemplaires ressortissant au type de l'espèce en eaux stagnantes.

Théoriquement, les limites d'une courbe de Gauss sont $-\infty$ et $+\infty$. Empiriquement, plus on récolte d'exemplaires, plus on trouve, à raison d'un exemplaire sur 1.000 ou sur 2.000, d'individus aberrants qui dépassent les limites extrêmes établies jusque là. Ce ne sont donc pas les individus occupant les rangs 1 et 8.000 de la courbe des 8.000 exemplaires qu'il nous faudra choisir comme limites extrêmes, car ces limites ne vaudront plus pour 50.000 ex.

Nous avons donc choisi, comme limite inférieure de contraction, la valeur qu'on peut appeler le *premier millésile* (comme on dit le premier centile ou le premier quartile), c'est-à-dire la ligne séparant l'individu le plus contracté sur 1.000, des 999 autres. Il y aura donc, toujours par définition, un exemplaire sur 1.000, 8 exemplaires sur 8.000, etc., en-dessous de la limite inférieure. De cette manière, la limite restera constante et sera susceptible d'une détermination précise. En effet, les exemplaires en-dessous du premier millésile n'ont, comme nous le verrons, aucune importance théorique : ce sont

ou des individus aberrants dont la forme n'est pas héréditaire (nous l'avons vérifié sur plusieurs) ou des malformations, et il est évident qu'on trouvera toujours sur quelques millions d'exemplaires des malformations plus accentuées encore que sur 8.000 ! Il n'est donc nullement arbitraire de choisir le premier millésile comme la limite inférieure extrême de contraction en eaux calmes. Quel est-il donc ?

Pour le déterminer, nous avons récolté, en plus des 8.000 exemplaires de la courbe ci-dessus, 57.000 exemplaires des stations à phénotypes extrêmes [1], en mesurant soigneusement les extrêmes. Sur les 65.000 exemplaires en tout, nous avons trouvé 79 exemplaires de 1,53 et en-dessous et 47 exemplaires de 1,52 et en-dessous. Le premier millésile est donc de 1,529.

Ces 47 exemplaires se répartissent comme suit:

1,38	*1,39—1,44*	*1,45*	*1,46*	*1,47*	*1,48*	*1,49*	*1,50*	*1,51*	*1,52*	*(1,53)*
1	*0*	*2*	*0*	*3*	*2*	*5*	*9*	*8*	*17*	*(32)*

Et par stations:

Bavois 1,51.
Lac des Taillères 1,50 et 1,52.
Environs de Berne 1,51.
Meienried 1,52.
Mare de Souaillon 1,52.
Vieille Thielle à Thielle 1,48.

Cornaux 1,50; 1,51; 1,52 et 1,52 (donc quatre exemplaires, sur 5.000 environ).

Canal de Thielle à Champion: 1,48; 1,49 (trois exemplaires); 1,51 et 1,52.

Canal de Thielle à Witzwil (sur 30.000 exemplaires environ): 1,38; 1,45 (2 ex.); 1,47 (3 ex.); 1,49 (2 ex.); 1,50 (7 ex.); 1,51 (5 ex.); et 1,52 (10 ex.).

Les exemplaires de 1,38 à 1,49 présentent tous des malformations, ainsi qu'une fraction de ceux de 1,50 à 1,52. L'individu de 1,38, en particulier, est une monstruosité gibbeuse à deux ouvertures. L'animal était déjà adulte et son ouverture déjà bordée d'un

[1] Marais et canaux du Seeland, de Cornaux, Soleure, lac des Taillères, etc., pour les stations aux formes les plus contractées et quelque 3000 ex. du Valais pour les formes allongées.

péristome épaissi (à ce stade, l'indice de contraction était de 1,59, ainsi qu'il nous a été facile de le mesurer) quand il s'est remis à croître: la seconde ouverture, gênée par la première s'est alors considérablement amplifiée, avec torsion et gibbosités, d'où l'indice de 1,38 (voir pl. 6, fig. 50). On ne saurait donc nullement considérer un tel individu, le plus contracté que nous ayons vu sur 65.000, comme une mutation *lacustris* en eaux calmes: il s'agit d'un exemplaire de 1,59, donc normal, qu'une malformation a ensuite transformé en une morphose à apparence lacustre, mais évidemment non héréditaire (nous n'avons pu l'élever, la coquille étant vide). Les autres malformations consistent pour la plupart en torsions de l'ouverture et en gibbosités, sans intérêt génétique. Par contre, nous avons rencontré deux exemplaires à spire très contractée, 1 exemplaire à 1.48 du canal de Witzwil et un à 1,49 du canal de Champion, mais à coquille et à ouverture étroites, les tours de spire étant fortement carénés non loin de la suture et présentant ainsi une forme quadrangulaire (voir pl. 6, fig. 49). La spire est donc en escalier, quoique nullement «scalaire», et l'ensemble ressemble à un *Melanopsis* ou à certains genres marins. Cette monstruosité, qui s'est rencontrée à raison de deux exemplaires sur des milliers d'individus quelconques, n'a rien de commun avec les formes lacustres, sinon une contraction générale, due ici à la carène et non à l'élargissement progressif de l'ouverture. Mais il se pourrait qu'elle fût héréditaire. Dans une petite mare à Chules (station à 1,71) nous avons observé en effet la carène chez le tiers des individus, soit sur toute la longueur de la spire, soit au dernier tour seulement (exemplaires de 1,59 à 1,80). La forme de Chules [1] est moins accentuée que celle des deux exemplaires à 1,48 et 1,49, mais très analogue qualitativement. Les étangs voisins, qui paraissaient être de même nature que l'étang en question (à 2-3 m. au-delà) ne présentaient que des formes de 1,75 à 1,87, sans trace de carène. Malheureusement, tous ces exemplaires étaient morts, les étangs étant complètement à sec au moment de notre récolte (automne 1928).

Quant aux exemplaires de 1,50 à 1,52 qui ne présentent pas de malformations et qui constituent ainsi les individus normaux les plus contractés de la courbe de fréquence en eaux stagnantes (voir

[1] Cette forme ressemble à la f. *angulosa* de Clessin, mais la carène est beaucoup mieux marquée.

pl. 6, fig. 3), ils ont été trouvés dans les conditions suivantes. La plupart ont été récoltés dans des canaux des environs de Thielle (stations à indices moyens de 1,75-1,82). Ces canaux sont ordinairement à demi remplis d'une eau presque dormante ou coulant très lentement, d'où la forme allongée des populations qui les habitent (voir paragraphe suivant). Mais, vers la fin de l'été et au printemps, les conditions sont tout autres, ce qui explique l'apparition des formes contractées. Vers la fin de l'été, en effet, les canaux sont presque à sec et les animaux rampent sur la fange elle-même, d'où des déformations de l'ouverture : *ampliata*, *gibbosa*, etc. Au printemps, d'autre part, le courant se fait rapide, et lors des années pluvieuses comme en 1927, il se produit même des morphoses rappelant la forme de rivière (*Rhodani*) sauf la taille qui reste plus grande. Les nombreux exemplaires, soit malformés, soit simplement contractés, rencontrés dans ces canaux et dont nous venons de donner la liste peuvent donc être attribués à ces deux causes. Ces formes n'ont d'ailleurs rien d'héréditaire. Nous en avons élevé plusieurs, prélevées dans une station à 1,69, là où les deux canaux de Champion et de Witzwil ne font plus qu'un, à Thielle, et les cinq générations issues de cette localité ont été constamment très allongées (voir § 12).

Les exemplaires de Cornaux, d'autre part, proviennent de flaques momentanées dues aux fluctuations de niveau des étangs principaux et ont certainement terminé leur croissance dans une fange en train de se dessécher, d'où l'élargissement de leur ouverture. La forme de Cornaux élevée en aquarium est identique aux formes précédentes, c'est-à-dire très allongée (voir § 17).

Quant aux autres exemplaires, il s'agit d'individus isolés, ayant vécu probablement dans les mêmes conditions de courant ou de fange. En conclusion, il ne saurait être question de voir dans les individus de 1,52 et en-dessous des mutations stables, à tendance *lacustris*. Il s'agit ou de malformations non héréditaires ou d'individus extrêmes, dont le génotype moyen est beaucoup moins contracté, et dont la morphose est due aux conditions momentanées du milieu. La limite inférieure de contraction en eaux stagnantes peut donc bien être fixée à 1,529.

Notons maintenant que, dans la courbe théorique, il y a non pas 8 mais 11 individus de 1,52 et au-dessous. Le premier millésile théorique, qui correspond à la moyenne de 1,782 et à l'écart-étalon de 0,0285 est de 1,519, c'est-à-dire que, dans une courbe théorique

de 10.000 exemplaires calculée sur ces données, il y a 10 individus de 1,51 et au-dessous (6 de 1,50-1,51, 3 de 1,47-1,49 et 1 de 1,44-1,46). Cet écart d'un degré entre la théorie et l'observation n'a naturellement aucune importance, puisqu'il est minime. Nous avons d'ailleurs constaté que, sur toutes les courbes calculées, les extrêmes dépassent un peu ce que donne l'observation. Disons simplement que le premier millésile est de 1,529, avec une erreur possible de $\pm 0,01$.

Quant au dernier millésile, c'est-à-dire à la limite supérieure d'allongement, il est théoriquement de 2,049, c'est-à-dire que sur 10.000 individus on doit en trouver 10 de 2,05 et au-dessus. L'observation nous a donné 2,039, c'est-à-dire que sur 65.000 nous avons trouvé une quarantaine d'individus de 2,04 et au-dessus. Les plus allongés ont été récoltés près de Sion. Sur 2.000 individus ramassés au hasard dans un même étang sablonneux (à 1,88, forme rappelant *arenaria*, mais un peu plus grande et tendant vers *vulgaris* (voir pl. 6, fig. 36-39), j'ai compté trois exemplaires à 2,04, deux à 2,05, un à 2,06, un à 2,08, un à 2,10, un à 2,12 et un à 2,14. Sur une cinquantaine d'individus de la station de 1,90 à Aproz (même forme), j'en ai mesuré un à 2,04, un à 2,06, un à 2,09 et un à 2,11. L'exemplaire le plus allongé de notre territoire s'est trouvé de 2,19, ce qui est bien le symétrique de celui de 1,38 si la moyenne est de 1,78.

Il faudrait se garder, à cet égard, de croire que les formes très allongées ($> 2,04$) constituent nécessairement des races ou des mutations stables, qui appelleraient ainsi par symétrie des mutations contractées à tendance *lacustris*. Nous trouverons bien en aquarium des races de 1,90 environ, mais la plupart des individus récoltés dans la nature qui dépassent de beaucoup le dernier millésime sont des morphoses d'hyper-croissance, comme on en observe chez les *Pupa*, etc., et qui n'ont probablement pas de signification génétique. Cependant, nous verrons, à propos des *producta* du Loclat élevées en aquarium, que les génotypes très allongés présentent comme une tendance à poursuivre dans cette voie: dans une même lignée, j'ai en effet obtenu en aquarium un exemplaire subscalaire très allongé et deux exemplaires scalaires typiques, c'est-à-dire à tours complètement disjoints (voir pl. 5, fig. 11-12.)

Une dernière question reste à discuter. Dans ce calcul des limites extrêmes, nous avons négligé les étangs datant de l'ancien lac de Neuchâtel (Maison Rouge, etc.), en partant de l'hypothèse que la faune de ces étangs est influencée par les formes lacustres. Mais ce

n'est pas certain. S'il fallait donc compter les individus de ces quelques mares dans la présente statistique, que deviendrait notre limite inférieure de contraction ? Calcul fait, cette limite s'abaisserait simplement de trois degrés. Sur 1.000 exemplaires récoltés à la Maison Rouge, dans l'étang de la Directe et à Epagnier, il y eut 53 de 1,49 et au-dessous. Sur nos 65.000 exemplaires de marais, il y en a 13 de 1,49 et au-dessous, ce qui fait, le tout ensemble, 66 exemplaires en-dessous de 1,50, sur 66.000 individus. Le premier millésile serait ainsi de 1,499, chiffre important à noter, car c'est celui dont nous nous servirons, pour plus de sûreté, dans l'interprétation de nos résultats en aquarium.

Nous laissons de côté dans ces calculs les étangs de Locraz, Gotstadt, Sugiez, etc., car eux sont manifestement en communication avec les lacs. En outre, si nous ne faisons intervenir ici pas plus de 1.000 individus des étangs de la Maison Rouge, etc., c'est que nous n'avons pu en récolter davantage en trois ans: ces marais sont en effet assez peu riches en Limnées.

§ 5. Les variations de l'indice C en fonction du substrat dans les stations non-lacustres.

Nous venons de constater que l'indice C, en eaux stagnantes ou simplement calmes, oscille entre 1,53 et 2,04 avec un écart-étalon de ± 0,0285. Nous avions vu précédemment que les stations elles-mêmes s'échelonnent, dans les mêmes conditions, entre 1,65 et 1,90. Peut-on assigner une loi à de telles variations ?

Beaucoup d'auteurs ont noté les corrélations qui existent entre la forme et le substrat. Par exemple, Clessin (*Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna*, 2me éd.) note que la var. *vulgaris* West (plus allongée que le type) habite les petits fossés, les var. *producta* Colb. et *ampliata* les étangs, la var. *arenaria* Colb. (petite et très allongée) les petites mares sablonneuses, la v. *turgida* Mkc. les marécages riches en végétation, la v. *colpodia* Bgt. (intermédiaire entre la dernière forme et le type) les mêmes conditions ou les étangs fangeux, etc. Nous allons chercher à vérifier ces allégations en ce qui concerne les variations de l'indice C.

En laissant de côté l'étude de la variabilité en général (taille, nature du test, etc.) pour limiter la question aux variations de la

contraction, le problème a un certain intérêt pour notre sujet, qui est l'étude des adaptations à la vie lacustre. En effet, Geyer, qui a eu le grand mérite d'expliquer le premier (*Die Weichtiere Deutschlands*, Stuttgart, p. 43-45) la forme des Limnées par les facteurs mécaniques du milieu, note avec une parfaite clarté que cette forme dépend à la fois de l'agitation de l'eau et du substrat. Ainsi la var. *bodamica* (1,30-1,35) habite les grèves caillouteuses très exposées aux vagues: l'agitation de l'eau la contraint de s'appliquer sans cesse contre son support, ce qui a pour effet de dilater l'ouverture au contact de la pierre et de faire subir au muscle columellaire une traction continuelle, entraînant, pendant la croissance, une contraction de la spire. Seulement, une agitation d'intensité pratiquement égale, s'exerçant sur des Limnées qui habitent une grève sablonneuse ou une phragmitaire, n'aura pas les mêmes effets: la contraction sera moins forte parce que le substrat dilate moins l'ouverture de la coquille. Nous étudierons d'ailleurs ce problème en détail à propos des phénotypes lacustres. Qu'il nous suffise pour le moment de noter que la contraction n'est pas fonction de l'agitation seule, mais du rapport agitation × substrat. Cela étant, il va de soi que l'étude des variations de l'indice C en stations non-lacustres est déjà instructive pour notre propos. Non seulement ces milieux ne sont pas tous stagnants, puisque les petits canaux peuplés de *stagnalis* présentent parfois un courant appréciable, mais la nature du substrat diffère passablement d'une station à l'autre.

Nous distinguerons cinq grands types de stations: les lacs-étangs, les marécages à roseaux, les mares à eaux libres, les fossés et les canaux. Chacun de ces types est caractérisé, comme nous allons le voir, par un indice C moyen.

Les lacs-étangs sont constitués par des étendues d'eau appréciables, profondes, dont les plus grandes pourraient être classées sans arbitraire dans les lacs (le lac de Joux)[1] et dont les plus petites (lac du Mt Orge) sont de grands étangs. On peut citer, outre ces deux stations, le lac de Bret, le lac de Lussy (Châtel-St-Denis), les lacs des Rousses, des Taillères (Brévine), des Brenets (Doubs), le

[1] Nous plaçons ici le lac de Joux parce qu'il ne contient pas de formes lacustres de *L. stagnalis*. Mais il présente des *Limnæa patula*. En outre, il se peut que des formes *lacustris* s'y constituent un jour ou l'autre, car la forme allongée qui vit actuellement sur ses rives est identique aux formes fossiles du lac de Neuchâtel, qui ont précédé l'apparition de la *lacustris*.

Loclat (St-Blaise); ailleurs, dans l'Ain, le lac de Silan et en Suisse le Weissensee (Brienz), le Rothsee (Lucerne), le Katzensee (Zurich), le lac de Muzzano (Lugano) et le lac de Tarasp (Grisons), sur lesquels nous avons pu calculer quelques moyennes. Or, la moyenne de toutes ces stations est de 1,81, donc supérieure de trois degrés au type (1,78). La forme habituelle de ces lacs-étangs est une variété de grande taille, élancée, rappelant de plus ou moins près la var. *producta* Colb. et qui, chose intéressante, est souvent d'une couleur jaune-blanc (animal et test) rappelant le semi-albinisme de beaucoup de formes lacustres. Les exemplaires du Loclat[1] sont typiques à cet égard (1,82), ceux du lac de Silan également (moyenne 1,85 pour une dizaine d'exemplaires, dont deux dans la coll. Locard, à Paris, déterminés *raphidia*), ceux du Katzensee et du Weissensee aussi (1,83 et 1,84). Les exemples du lac de Muzzano sont foncés, mais allongés et de grande taille (1,85). Les formes du lac de Joux et des Rousses (1,85 environ) sont plus petites, même un peu rabougries (ce qui peut s'expliquer par le climat), mais très allongées. Seules font exception les formes du Rothsee à Lucerne (grande taille, mais plus contractées que le type 1,73) et du lac des Taillières (taille moyenne, couleur brune et contraction semblable à celle des formes de marécages 1,70).

A quoi attribuer ce galbe allongé ? Notons tout d'abord que ces formes des lacs-étangs sont celles qui paraissent les plus voisines des premières variétés fossiles apparues dans le pays. Les sept stations fossiles étudiées par Favre dans la craie lacustre et l'argile des marais de Rouelbeau-Vergy, dont nous avons pu mesurer les exemplaires dans la col. Favre à Genève, sont de 1,74; 1,80; 1,82; 1,82; 1,85; 1,88 et 1,89. Les formes de l'ancien lac du Val-de-Travers sont de 1,87. Quant aux formes du Loclat, elles étaient autrefois en continuité avec celles du lac de Neuchâtel (le Loclat étant une ancienne baie du lac lui-même) et nous avons pu suivre sur le terrain une évolution qui va de 1,89 (craie lacustre de la Tène, Marin, etc.) à 1,86 et 1,84 (craie lacustre et dépôts argilo-tourbeux du Loclat) pour donner la forme *producta* actuelle (1,82) par augmentation de la taille à partir des anciennes *vulgaris*.

Cela dit, il faut distinguer deux questions, ici comme partout: la question race et la question de l'accommodation phénotypique

[1] Voir pl. 6 fig. 1-2.

de chaque génération (indépendamment de l'hérédité). Pour ce qui est de la race, nous savons seulement par nos élevages que deux races au moins sont représentées dans les lacs-étangs, la race II au lac de Bret (voir § 19) et la race I au Loclat (voir § 14), l'une correspondant à la moyenne des formes d'eaux tranquilles, l'autre à la var. *producta.* Il se pourrait donc que la population des lacs-étangs résultât simplement, dans la majeure partie des cas, d'une sélection de génotypes allongés (des premières races apparues dans le pays durant la période paléolithique, les lacs-étangs étant sans doute plus anciens que la plupart des marécages ou petits étangs du territoire). Quant à ces génotypes allongés, on ne peut assurément rien savoir de leur origine.

Mais ces considérations n'expliquent pas tout. La forme du lac de Lussy, par exemple, dont nous ignorons malheureusement la race, est de 1,81, alors que les exemplaires habitant les petites mares du pourtour de ce lac-étang sont de 1,67. La forme du Loclat est de 1,82, alors que celles des mares de Souaillon (très voisines) sont de 1,70. La forme du lac des Brenets, élargissement du Doubs, est de 1,79 (allongée et albine), alors que les individus de la Maison-Monsieur (Doubs), qui sont évidemment de même race et habitent aussi le Doubs sont de 1,74. Notons surtout que même la race I (correspondant donc aux *producta*), ainsi que la race II (type) peuvent donner des morphoses très contractées lorsqu'elles vivent en certaines conditions. Par exemple, des formes qui, en aquarium, se sont trouvées d'allongement égal aux formes du Loclat (j'ai élevé pendant cinq générations successives des descendants de la var. du Loclat) ont été prélevées dans un canal à Roche et dans un bras du Vieux-Rhône, à Noville: or, ces deux stations sont de 1,66 et 1,72, ce qui montre assez combien les races allongées sont susceptibles de produire des phénotypes contractés. Même chez les formes des lacs-étangs qui sont le plus allongées, il faut donc admettre que, au caractère dû à la race, se superpose un caractère d'accommodation phénotypique. Indépendamment du facteur race, il y a ainsi un phénotype allongé propre aux lacs-étangs. L'explication de ce fait nous paraît devoir être la suivante: dans les lacs-étangs l'animal est beaucoup plus maître de ses mouvements que dans un marécage encombré de roseaux et de vase. Si nous observons, par exemple, les formes du Loclat, elles ne touchent que rarement le sol, (les pierres ou la terre des bords du laguet, qui sont très abrupts, mais circulent

de plante en plante dans une eau libre et à des profondeurs variables. Si de petites rides viennent troubler l'eau (les vagues les plus fortes ne consistent qu'en des vaguelettes assez superficielles), les Limnées descendent d'un mètre et se trouvent à l'abri, ou bien elles s'accrochent à un roseau ou à un nénuphar et se laissent balancer. On peut donc supposer que le constant mouvement de natation ou que la reptation, nécessairement délicate, sur les plantes aquatiques, ont pour effet d'allonger la coquille. A cet égard, les exceptions, ainsi que la contraction progressive de certaines populations avec le temps, s'expliqueraient aisément. Le lac des Taillères est un grand étang, dont les rives sont peu abruptes et dont le substrat est caillouteux et boueux. La forme de 1,70 qui l'habite est donc identique à celle des marécages, tant par ses habitudes de vie que par son indice de contraction. Quant au Rothsee, c'est un petit lac très allongé, dont certaines rives sont analogues à celles du Loclat, mais dont les autres sont caillouteuses. Or, nous y avons trouvé un mélange de formes contractées (un exemplaire à 1,62) et de formes allongées (1,89-1,90), mais pas assez d'exemplaires pour faire une statistique par stations. Pour ce qui est, enfin, de l'évolution dans le temps, Favre (p. 400) a noté très clairement comment les petites formes allongées primitives se sont changées en formes plus contractées et de type *elophila*, dans les marais de Sionnet, Rouelbeau, etc. (le type actuel de ces marais étant de 1,78 et le type le plus ancien de 1,88-1,89). Il montre, en outre, qu'avec le temps les « étangs aux eaux libres et limpides » se sont transformés dans ces localités en « marais encombrés par la végétation ». Cette transformation due aux modifications climatiques postglaciaires suffit, croyons-nous, à expliquer le passage des formes allongées en formes *elophila* partout où il s'est produit et cela sans faire intervenir d'action directe du climat sur la forme de la coquille.

Ceci nous conduit à la question des marécages, beaucoup plus simple à résoudre que la précédente. Nous appelons marécage toute étendue d'eau peu profonde, stagnante, et encombrée par une végétation dense consistant principalement en roseaux serrés. La vase et les débris plus ou moins décomposés de roseaux donne à ces milieux un caractère facile à reconnaître, bien que toutes les transitions existent naturellement entre eux et les « mares » dont nous parlerons ensuite. Or, et là est l'essentiel, on peut affirmer que plus une station est marécageuse, plus le type prédominant des

L. stagnalis est une forme de taille moyenne, brun foncé et de forme ramassée (à indice C notablement inférieur au type)[1]. Les variétés décrites par les auteurs, qui correspondent à ces stations, sont surtout *elophila* Bgt., *colpodia* Bgt. (au sens de Clessin, *loc. cit.* p. 365, fig. 217) et *turgida* Mke; la moyenne des quelque 40 marécages typiques compris dans nos 209 stations s'est trouvée de 1,72.

Voici deux exemples nous montrant l'effet de contraction exercé par les marais à roseaux serrés. Le plus typique est le cas de la plaine du Rhône. Comme nous l'avons noté plusieurs fois déjà, les phénotypes de la plaine du Rhône sont en général allongés, et même passablement plus allongés que ceux des autres parties de notre territoire. Or, font exception à cette règle, à part les canaux, les stations suivantes, précisément constituées par des marécages: Noville 1,72 et Chessel 1,71 (anciens bras du Rhône actuellement marécageux), Martigny et Charrat (1,71 et 1,71) également dans un ancien bras du Rhône transformé en phragmitaire très dense, Econe 1,69 (mêmes conditions) et Saillon 1,70 (également bras de l'ancien Rhône, à un kilomètre devant le village). Il est frappant de constater comment l'identité des conditions (l'envahissement par la végétation de différents anciens lits fluviaux devenus étangs puis marécages) a produit dans ces six stations, qui ne communiquent pas entre elles, les mêmes moyennes C (1,69 à 1,72) et cela dans une plaine où la moindre mare et le moindre fossé sont peuplés de *stagnalis* typiques ou très allongées[2]. Bien plus, la forme de Noville, élevée en aquarium (nous espérions trouver une *turgida* héréditaire comme cela a été le cas pour certaines formes du Seeland) s'est trouvée aussi allongée que les *producta* du Loclat, témoignant bien par là de son identité avec les autres formes de la plaine du Rhône (voir pl. 4 fig. 82-83): il s'agit donc, dans le cas de ces stations du Vieux-Rhône, de Noville (Villeneuve) à Saillon, de phénotypes dus aux conditions du milieu.

On peut citer encore le cas des stations de la vieille Thielle, entre les lacs de Neuchâtel et de Bienne (sans parler bien entendu des stations de la Maison Rouge, qui posent un problème tout différent): Epagnier 1,68; Montmirail 1,76; Thielle 1,71 et 1,76

[1] Voir à titre d'exemple pl. 6 fig. 63-64.
[2] Cette convergence est même si jolie que nous tenons à prévenir le lecteur de ceci: nous l'avons découverte seulement au moment de la rédaction et non au moment des mesures. Il n'y a donc pas eu autosuggestion !

et Cressier 1,74. Toutes ces stations sont en-dessous de la moyenne (*elophila* et *turgida*), quoique moins que celles du Vieux-Rhône. Aussi bien n'y a-t-il que celles d'Epagnier et de Thielle 1,71 qui soient complètement marécageuses, la première étant d'ailleurs en voie de disparition grâce à l'envahissement des végétaux.

Aux marécages, on peut aussi rattacher les mares fangeuses, mais nous ne les avons pas comptées dans la moyenne de 1,72: Cointrin 1,67; bords du lac de Lussy 1,67; Aproz 1,71, etc. Les individus récoltés dans cette dernière mare étaient très contractés et vivaient dans une boue à demi desséchée, alors qu'à quelques mètres de là se trouvaient, dans des mares plus profondes, des exemplaires exactement de même couleur, de même test et de même taille, mais à 1,85, à 1,89 et même à 1,90: il s'agit donc évidemment d'une morphose due à la fange. Quant aux autres de ces mares, nous en avons déjà parlé au § 1.

La cause de cette contraction en marécages ou dans les mares fangeuses n'est pas difficile à trouver: peu libre de ses mouvements, l'animal cherche le plus souvent sa nourriture sur le fond qui est garni de détritus végétaux. D'autre part, pour s'élever, il doit remuer des amas de végétation encombrante. Ainsi, moins il se déplace moins il allonge sa coquille et, plus il rampe sur la vase plus il dilate l'ouverture et le péristome. D'où ces formes *ampliata*, *turgida*, *gibbosa*, etc., qu'ont décrit les auteurs.

Passons aux m a r e s proprement dites, que nous distinguons des marécages, plus ou moins arbitrairement cela va de soi, en ceci qu'elles ne sont pas envahies par les roseaux ni par la vase, mais présentent une eau relativement libre, garnie de plantes aquatiques plus petites et plus légères. Nous comptons environ 75 de ces mares parmi nos 209 stations, en comprenant naturellement les quelque 30 tourbières abandonnées du Seeland et de la plaine d'Orbe. L'indice moyen de ces mares s'est trouvé de 1,78, ce qui correspond exactement à la moyenne de l'espèce sur notre territoire[1]. Aussi n'y a-t-il pas grand'chose à en dire. Néanmoins, un certain nombre de remarques de détail préciseront la signification des caractères de contraction ou d'allongement.

Si nous étudions, en effet, les oscillations des indices de ces mares autour de la moyenne (plus de la moitié ont des indices de 1,75

[1] Voir comme exemple pl. 6 fig. 7-8.

à 1,81 et le reste est symétriquement réparti en dehors de ces limites), nous constatons nettement l'influence de deux facteurs: la nature du fond et le volume d'eau de la mare.

Pour ce qui est du fond, il n'est malheureusement pas possible de mesurer objectivement la quantité de vase ou la nature des plantes aquatiques, pour mettre en corrélation ces données avec la forme de la coquille. Mais l'observation nous a montré que, en gros, les formes contractées prédominent dans les mares à fond découvert (dans les tourbières abandonnées où les Limnées rampent à même la tourbe, par exemple) ou, au contraire, dans les mares encombrées de plantes et assez étendues pour que les individus atteignent une grande taille, comme c'est le cas dans les marécages. Au contraire, les mares à végétation légère semblent favoriser les formes allongées. Mais, bien entendu, ces affirmations restent plus ou moins subjectives.

Par contre, dans la question de l'influence du volume d'eau sur la forme, nous avons pu noter quelques faits précis. D'abord tout le monde connaît l'influence du volume d'eau sur la taille des animaux aquatiques. En ce qui concerne la *Limnaea stagnalis*, Semper a fait des expériences concluantes, montrant que les dimensions du bocal agissaient de manière directe sur la grandeur de la coquille. En outre, il a montré que plus il y a d'individus vivants dans le même bocal, plus ils sont petits. Seulement, comme nous croyons l'avoir établi dans notre introduction, il n'y a pas de relation directe entre la taille et la forme. Par exemple, nos élevages qui ont tous été faits dans des bocaux de 1 l. ½ ont donné des formes oscillant entre les moyennes de 1,43 (*bodamica*) et 1,93, les individus étant de 1,26 à 2,16, ce qui montre assez combien, à une même taille, peuvent correspondre des formes indéfiniment variées. Le problème subsiste donc de savoir si le volume d'eau agit sur la forme de la coquille, et dans quel sens.

Voici un fait précis. Au printemps 1926, nous avons étudié 70 exemplaires d'une tourbière située entre Anet et Monsmier (Seeland): ils ont fourni un indice de 1,78, la taille moyenne étant de 35^{mm} environ. Il s'agit donc de petits exemplaires, mais de taille normale pour une tourbière de ce genre (elle devait avoir entre 4 et 6 m. de long sur 2 de large). L'eau était abondante, garnie de quelques plantes, et débordait de toutes parts, les Limnées rampant ainsi en partie sur le pourtour de la mare. L'indice de contraction,

comme on voit, correspondait alors exactement à la moyenne de l'espèce. En automne de la même année, nous avons à nouveau étudié cette tourbière, en la retrouvant exactement grâce à un croquis du terrain confectionné à cet usage et les 60 exemplaires récoltés lors de cette seconde visite nous ont donné un indice de 1,86 et une taille moyenne de 23^{mm}. Il restait quelques gros exemplaires de la génération précédente, les autres ayant péri sur le pourtour. La génération nouvelle avait crû dans la tranchée constituant le fond de la mare, les bords ayant été desséchés durant l'été[1]. Se trouvant d'emblée renfermés dans un faible volume d'eau, ces exemplaires n'avaient atteint qu'une taille minime (celle des *arenaria* de Colbeau), tout en parvenant à une maturité parfaite (sept tours de spire, forme normale, etc.). Or, la forme de cette nouvelle génération est, comme on voit, beaucoup plus allongée que celle de la précédente et même de 8 degrés (1,78 à 1,86). Ce fait montre, soit dit entre parenthèses, combien le milieu influe sur l'indice de contraction, puisqu'un tel allongement équivaut aux 2/3 des 12 degrés séparant la moyenne de 1,78 de l'allongement maximum observé dans nos stations d'eaux stagnantes (1,90). D'où provient donc cet allongement de 8 degrés ? Il ne résulte pas nécessairement de la diminution de la taille, car nous avons observé des exemplaires à 1,71 dans une mare boueuse, à Aproz, qui présentaient précisément aussi une taille moyenne de 23^{mm}. Si notre tourbière, en se desséchant, avait pris l'aspect d'une flaque fangeuse au lieu de se transformer en une sorte de fossé exigu, mais à eau libre, et relativement profonde, la coquille et la seconde génération aurait donc vraisemblablement adopté la forme de la station à 1,71 d'Aproz (répétons que cette dernière population est contiguë à des populations de 1,89 et 1,90 et présente ainsi tous les caractères d'un phénotype contracté mais de race allongée). Il y a donc ici action du volume d'eau sur la forme, indépendamment de l'action sur la taille.

Nous aurions bien d'autres exemples à citer: nous avons rencontré un grand nombre de populations de très petite taille et à forme très allongée, rappelant la var. *arenaria* Colb.: ces formes sont abondantes, en particulier au Valais (près de Sion, de Sierre, à Bramois, Agaren, etc.) mais se rencontrent sporadiquement un peu partout.

[1] Voir pl. 6 fig. 44 et 45 un individu de chacune de ces deux formes.

Nous en avons étudié en particulier une station à Woodfordbridge, près de Londres[1]. Or, partout, elles habitent des mares très petites ou des mares un peu plus grandes mais surpeuplées de Limnées. Ces mares sont en général garnies de fines plantes aquatiques. Elles peuvent être sablonneuses et, par conséquent, peu riches en végétation, mais elles ne sont jamais boueuses. Colbeau a décrit sa variété d'après des exemplaires trouvés « dans une flaque d'eau des dunes, près de Oostduynkerke », mais, d'après ce qui précède, je crois pouvoir dire que c'est l'exiguïté de cette mare, plus que son caractère sablonneux, qui explique la morphose [2].

En bref, plus les mares sont petites ou surpeuplées, lorsqu'elles ne sont pas fangeuses, mais conservent une eau limpide grâce aux plantes aquatiques, et plus la coquille de nos Limnées est allongée. Ce fait correspond d'ailleurs à un fait expérimental mis en évidence par nos élevages: en aquarium, la coquille est toujours plus allongée qu'en nature. Cela n'est pas vrai seulement pour les formes lacustres ou fluviales, ainsi que pour les formes de canaux, qui s'allongent naturellement en aquarium dans la mesure où l'élément d'accommodation non héréditaire dû à l'agitation de l'eau disparaît, mais encore pour les formes d'étangs. Le phénomène est donc le même que dans les mares dont nous parlions tout à l'heure; d'ailleurs la taille de 18 à 25^{mm} des *arenaria* adultes est précisément celle des exemplaires d'aquarium élevés dans 1 l. ½ d'eau.

A quoi est dû ce phénomène général ? Pour le résoudre, examinons encore le cas de fossés, qui rentre dans la même classe de faits. Le fossé constitue le quatrième type de stations que nous pouvons distinguer sans trop d'arbitraire. Encore n'est-il pas toujours facile de la séparer du cinquième type, qui sera le canal. Nous appellerons fossé toute longue et étroite bande dans laquelle ne se manifeste aucun courant appréciable. Le canal, au contraire, comporte un courant visible et se trouve en général être un peu plus large. Pour classer nos stations en fossés ou canaux, nous avons simplement tenu compte de l'état des lieux au moment de la récolte. Une même station peut ainsi être classée canal au printemps et fossé vers la fin de l'été, à condition bien entendu que l'on puisse différencier alors

[1] Voir pl. 6 fig. 40-41.

[2] Une vingtaine d'ex. de la coll. Colbeau, que j'ai pu mesurer au Musée de Bruxelles, m'ont fourni une moyenne d'environ 1,95. Leur taille oscille entre 16 et 25 mm.

les générations correspondant à ces deux sortes de conditions biologiques.

Or, l'étude d'une vingtaine de fossés, au Seeland, dans la plaine d'Orbe et dans la plaine du Rhône, nous a donné un résultat très constant: la moyenne est de 1,81 et les extrêmes sont 1,74 et 1,89. Une seule exception: un fossé, à Monsmier, de 1,68, mais très vaseux, presque sec et rentrant ainsi de droit dans la catégorie des mares fangeuses ou des marécages. Le reste des stations indique parcontre une influence nette du fossé dans le sens d'un allongement de la coquille. La variété ordinaire du fossé est en effet la var. *vulgaris* West., de taille plus petite et de forme plus allongée que la moyenne. On trouve, en outre, dans un certain nombre de fossés surpeuplés, la var. *palustriformis* Kob. plus petite encore et plus allongée[1]. Enfin, j'ai trouvé près d'Aigle, plusieurs formes *subulata* West., cette variété habitant en général plutôt les lacs-étangs[2]. Quant aux fossés à 1,74-1,78, ce sont en général des fossés plus ou moins fangeux, ou susceptibles de servir de canaux à certains moments de l'année.

Cette influence du fossé sur la forme de la coquille est évidente dans une série d'exemples. Parmi les 33 stations étudiées près d'Anet et de Monsmier, deux seules parviennent à 1,88 et 1,89: ce sont précisément des fossés. Les autres en restent à 1,69-1,85, sauf la petite mare à 1,86 dont nous avons parlé et une autre du même ordre. Or, ces stations de 1,69-1,85 sont constituées par d'anciennes tourbières ou des marécages. Entre Villeneuve ou le Bouveret et Aigle, aucune station ne dépasse 1,78 sinon précisément des fossés, qui sont de 1,80, 1,81-3 et 1,87. Ou encore, là où un marécage et un fossé communiquent entre eux, comme au Landeron ou à Marin et que le facteur race ne joue par conséquent plus de rôle, on voit toujours le phénotype le plus allongé habiter le fossé: 1,70 (marécage) et 1,76 (fossé) pour le Landeron et, s'il est permis de citer ici des faits relatifs aux mares datant de l'ancien lac, 1,62 (mare) et 1,65 (fossé) à Marin [3].

A quoi attribuer cet allongement propre aux fossés ? Evidemment le phénomène est le même que dans de petites mares: l'exiguïté du volume d'eau est cause de la morphose. Mais, et il est essentiel

[1] Voir pl. 6 fig. 65-67.
[2] Voir pl. 6 fig. 42-43.
[3] Voir pl. 6 fig. 53-54 et 61-62.

d'insister là-dessus, ce n'est pas le petit volume d'eau comme tel qui agit, c'est l'encombrement qui en résulte. En effet, si l'on élève côte à côte dans deux bocaux de 1 l. ½ un lot de cinq et un lot de 20 individus, les seconds seront plus petits et plus allongés que les premiers. Nous avons fait l'expérience sans le vouloir, puis systématiquement à l'occasion de nos cultures, en ayant soin de donner assez de nourriture aux individus entassés pour que ce facteur n'intervienne pas: l'expérience est aussi concluante pour les formes de lac que pour les génotypes élancés. Nous ne voyons donc qu'une explication à ce fait: lorsqu'il y a encombrement (par suite du nombre d'individus ou encore de l'abondance des plantes en suspension dans l'eau, par opposition aux végétations à demi putréfiées des marécages), l'animal est obligé de se livrer durant toute son existence à une gymnastique perpétuelle pour éviter les obstacles. Lorsque plusieurs individus sont occupés à mordre ensemble une même feuille ils passent leur temps à s'éviter et à changer de position. Lorsqu'ils circulent de tige à tige entre les plantes aquatiques, ils acquièrent, à se faufiler, une dextérité certainement méritoire pour des Mollusques. Bref, de même que les accommodations motrices d'un exemplaire de marécage ou de lac, entraînent une contraction légère ou considérable de la coquille par reptation sur la vase ou par adhérence à la pierre, de même les accommodations motrices de l'exemplaire de petite mare ou de fossé entraînent, étant donné le surpeuplement que l'on observe toujours en de tels milieux, un allongement progressif de la coquille.

Quant aux canaux, la moyenne en est de 1,74 (pour 25 stations environ). Cette forme contractée (la moyenne serait même beaucoup plus basse si nous n'avions pas dû compter comme canaux des fossés qui sont certainement privés de courant une partie de l'année et dont la population porte l'empreinte de cette double nature) est évidemment due au courant, qui agit ici dans le même sens que les rivières, mais sans parvenir à produire la var. *Rhodani.* L'influence du courant est très nette dans les canaux de Witzwil et de Champion par exemple[1]. Le canal de Champion à Thielle qui, partant de plus haut, a évidemment un courant plus rapide que celui de Witzwil, présente des stations de 1,69 à 1,75, tandis que le second oscille entre 1,76 et 1,82. Ils sont cependant en communication et ont été

[1] Voir pl. 6 fig. 3 et 50.

creusés en même temps. Le canal de Roche (plaine du Rhône) donne des indices de 1,66 et 1,71 pour une forme qui, en aquarium, est aussi allongée que les *producta* du Loclat. La morphose contractée est due, cela semble aller de soi, aux efforts que fait l'animal lorsqu'il s'applique contre le fond, pour résister à l'entraînement de l'eau.

En conclusion, nous voyons que, en gros, et à condition de procéder sur un matériel suffisant, on trouve une corrélation nette entre le substrat physique et la forme de la coquille. Assurément, les explications que nous avons données restent sujettes à caution. Tant de causes d'erreurs interviennent ici que bien osé serait celui qui voudrait se prononcer à coup sûr. Mais une conclusion générale paraît se dégager des faits que nous avons recueillis: c'est que le milieu agit non pas par je ne sais quelle influence directe exercée sur la coquille, mais en sollicitant de l'animal des réactions motrices appropriées. La forme de la coquille est la résultante des mouvements de l'animal. Si l'on appelle psychologie la science du comportement, ainsi que le demandent aujourd'hui la plupart des spécialistes de cette branche de la biologie, la coquille d'une Limnée constitue le document psychologique le plus authentique que nous possédions sur l'histoire de son propriétaire. L'étude des stations d'eaux calmes nous fait donc entrevoir ce que l'analyse des stations lacustres démontrera beaucoup plus sûrement: c'est que les accommodations phénotypiques de la coquille rentrent dans cette grande classe de faits que Cope a désignée du nom de *cinétogénèse*. La structure de l'animal dépend de ses mouvements.

De telles cinétogénèses dans les accommodats sont-elles susceptibles de se fixer par hérédité ? Peut-on passer de cette explication des somations de la coquille à une explication néolamarckienne des caractères conchyliologiques héréditaires ? L'élevage des variétés lacustres précisera le sens de cette question. Disons seulement que, en ce qui concerne les stations d'eaux tranquilles, elle est insoluble. Eût-on prouvé que 50 populations de fossés donnent en aquarium des génotypes beaucoup plus allongés que 50 populations de marécages élevés en mêmes conditions, cela n'autoriserait en rien à conclure que les premières consistent en des fixations héréditaires de morphoses allongées propres aux fossés. Il pourrait y avoir eu simplement sélection. Le passage d'une station à l'autre est si aisé pour l'animal que, en gros, chaque race pourrait

choisir à la longue ses conditions *optimum*. C'est d'ailleurs loin d'être nécessairement le cas, comme nous l'avons déjà montré en passant: dans les eaux tranquilles, il semble que n'importe quelle race puisse donner n'importe quelle accommodation phénotypique (sauf peut-être en ce qui concerne la race que nous désignerons par le chiffre III). La genèse de ces races demeure donc entachée du plus profond mystère et des élevages ne prouveraient rien quant à leur origine par mutation fortuite ou par influence du milieu. C'est pourquoi nous n'avons pas poussé plus loin cette étude des accommodats d'eaux stagnantes. Il serait sans doute possible d'analyser dans le détail et, par l'expérience, le rôle exact des différents facteurs vase, volume d'eau, plantes, etc. sur la forme des Limnées. Mais cette étude n'étant susceptible, pour le moment tout au moins, que de conduire à une connaissance des accommodats, et non à une analyse de l'origine des adaptations héréditaires, nous ne l'avons pas poursuivie, préférant consacrer notre temps à l'analyse génétique des formes de lac, qui sont infiniment plus intéressantes, parce que plus spécialisées. Notre seul but, en étudiant les accommodats d'eaux calmes, était d'introduire à l'analyse des accommodats lacustres, en montrant que, indépendamment même de l'agitation de l'eau, la nature du substrat influe sur l'allongement ou la contraction de la coquille en provoquant des réactions motrices de l'organisme. Ce phénomène, déjà visible en eaux stagnantes, s'accentue dans de grandes proportions dès que l'agitation de l'eau vient renforcer le contact entre l'animal et son substrat.

§ 6. La courbe de variation des individus lacustres.

J'ai mesuré environ 1.000 exemplaires récoltés sur les rives du Léman (par J. Favre pour Genève et par moi-même pour le canton de Vaud), 500 exemplaires des lacs de Bienne et Morat et 6.500 du lac de Neuchâtel. Parmi ces individus, 7.600 appartiennent à la faune littorale et 400 à la faune sublittorale (entre 5 et 30 m.: 300 du lac de Neuchâtel et 100 du Léman et du lac de Bienne). Pour confectionner la courbe de fréquence des individus de lac je me suis soumis aux mêmes règles que pour la courbe des individus d'eau stagnante et ai mesuré ainsi un nombre égal d'exemplaires

des stations du tiers supérieur et des stations du premier tiers. La courbe obtenue au moyen de cette méthode est la suivante:

	1,14	*1,17*	*1,20*	*1,23*	*1,26*	*1,29*	*1,32*	*1,35*
Total	3	8	32	65	126	200	302	409
Ex-sublittoraux								

	1,38	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*
Total	513	630	692	742	743	704	642	530
Ex-sublittoraux				3	5	6	23	24

	1,62	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*
Total	422	325	267	191	150	94	62	48	33
Sublitt.	28	34	38	44	44	35	26	23	22

	1,89	*1,92*	*1,95*	*1,98*	*2,01*	*2,04*	*2,07*	*2,10*
Total	23	12	10	8	5	4	3	1
Sublitt.	19	9	6	4	3	2	1	1

La comparaison de cette courbe (courbe I de la fig. 4· Voir p. 308) avec celle des eaux non-lacustres met en évidence le fait capital sur lequel portera dorénavant notre étude: c'est que le littoral des lacs est habité par une forme contractée *sui generis*, toute différente des formes de marais les plus contractées. La moyenne des formes littorales est, en effet, de 1,507 et le mode de 1,50, c'est-à-dire tous deux situés à deux degrés en-dessous de la limite inférieure de contraction en milieux non-lacustres. Bien plus, le premier millésile de la forme lacustre est de 1,16 (lac de Neuchâtel), c'est-à-dire que la limite inférieure de contraction dans les lacs est située 36 degrés plus bas que dans les eaux stagnantes (l'écart entre les limites extrêmes en eau stagnante étant de 52 degrés).

Il est à noter également que si les formes de lac sortent ainsi, grâce à leurs variétés les plus contractées, du domaine de variation du type de l'espèce, par contre toutes les valeurs C possibles du type peuvent se rencontrer dans les lacs. Le millésile supérieur des formes lacustres s'est, en effet, trouvé de 2,009, alors qu'il est de 2,049 en eaux stagnantes. La différence est donc minime, d'autant plus que l'on trouve dans les lacs des formes de 2,07, 2,11 et même au-delà, tout comme dans les eaux non-lacustres. En outre, notons que ces formes allongées des lacs ne sont pas seulement des formes sublittorales, mais des morphoses habitant le littoral des baies tran-

quilles ou surtout les flaques momentanées produites par les variations du niveau de la nappe lacustre dans les endroits non exposés aux vagues.

En bref, toutes les formes de marais peuvent se trouver dans les lacs, mais la réciproque n'est pas vraie: le littoral lacustre exposé aux vagues produit une ou plusieurs variétés contractées qui semblent ainsi résulter d'une adaptation à ce milieu spécial. Voilà ce que d'emblée révèle l'examen de la courbe. Notre premier soin doit être maintenant de décrire correctement ce fait, en cherchant si le phénomène est commun aux quatre grands lacs de la Suisse romande et s'il est effectivement propre à la faune littorale. Cela établi, nous pourrons ensuite essayer de démontrer que la contraction est bien fonction de l'agitation de l'eau, ce que nous verrons au prochain paragraphe.

La courbe que nous venons de construire représentant essentiellement la variabilité de l'espèce dans le lac de Neuchâtel (6.500 exemplaires environ, sur 8.000), il est inutile de chercher à dessiner une courbe spéciale pour ce lac: elle aurait la même forme, le mode se trouvant également à 1,50. Notons seulement, ce qui prendra de l'intérêt par comparaison avec le cas du Léman, que les deux rives sud et nord sont loin de présenter exactement les mêmes caractères. La rive sud, comme on peut s'en rendre compte à l'examen des stations (§ 2, stations comprises entre Yvonand et la Sauge inclusivement) ne comporte que des populations de 1,42 à 1,69, c'est-à-dire qu'elle ignore les formes de 1,30 à 1,36 (lesquelles constituent, comme nous le verrons par l'élevage, une race spéciale, la race V). Les stations les plus fréquentes de cette rive oscillent entre 1,49 et 1,52 (stations correspondant habituellement à la race III) et les formes les plus contractées ne sont que de 1,43 (pointe de Montbec, très exposée aux vents) et 1,42 (môle du port de Cudrefin): or, ces indices correspondent en général à la race IV. Il est utile de noter ces faits, car une telle répartition des formes correspond précisément à celle des variétés du Léman: les individus plus contractés que j'ai rencontrés sur la rive sud du lac de Neuchâtel sont de 1,30 environ, comme c'est le cas au Léman et dans les lacs de Bienne et de Morat, alors que sur la rive nord du lac de Neuchâtel, on trouve des stations entières qui présentent une moyenne de 1,30 (le quinzième à peu près du nombre total des individus récoltés sur cette rive est inférieur à 1,30). La différence est donc grande entre

les deux rives du lac de Neuchâtel. On ne peut malheureusement guère l'exprimer autrement qu'en chiffres, la terminologie des variétés lacustres étant trop floue pour exprimer ces nuances. Tout au plus peut-on dire, en gros, que la var. *bodamica* est absente de la rive sud, les formes *lacustris* étant seules représentées.

La rive nord du lac de Neuchâtel comprend toutes les formes, mais inégalement réparties. De Concise à Bevaix, ainsi que d'Auvernier à Monruz, on trouve des populations entières de 1,30-1,35 représentant sous sa forme typique la var. *bodamica* Cless. telle qu'on la rencontre également dans le lac de Constance et en Suède, par exemple (pl. 5, fig. 53-57). Dans une série de baies moins exposées,

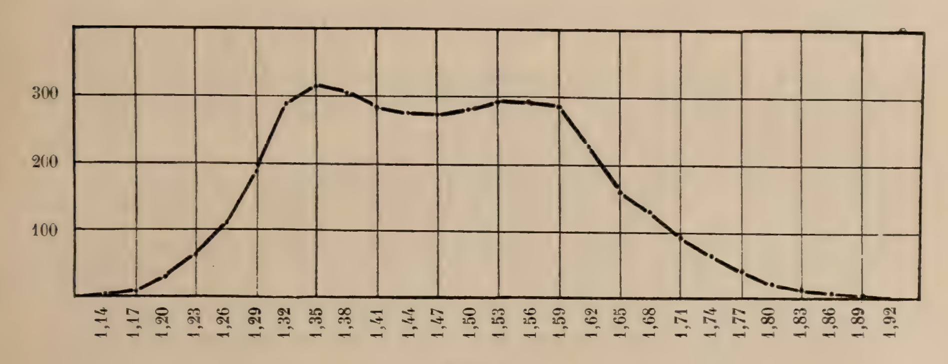


FIG. 5.

Courbe de fréquence des 4000 premiers individus récoltés sur la rive nord du lac de Neuchâtel.

comme à Bevaix, Cortaillod, dans les baies d'Auvernier et de Saint-Blaise, ainsi qu'à la Tène, on trouve la var. *lacustris* Stud., correspondant aux formes de la rive sud, ainsi qu'aux formes du Léman et des deux autres lacs (pl. 5, fig. 58-62). Dans les mêmes baies et sur les rivages encore plus abrités (grands marais, etc.) on trouve enfin la var. *intermedia* Godet, qui correspond en gros aux formes des étangs communiquant avec le lac et aux formes de l'ancien lac aux environs de la Maison Rouge.

Mais si ces stations sont réparties au hasard des conditions du milieu, la courbe de fréquence des individus sur la rive nord, entre Concise et le Grand Marais, présente une répartition nettement binodale, c'est-à-dire indiquant la présence de deux phénotypes dominants. L'un est le phénotype *bodamica* de 1,35 de moyenne

(nous avons vu qu'un sommet correspondait déjà à ce point dans la courbe des stations). L'autre (*lacustris-intermedia*) est malheureusement impossible à préciser et oscille entre 1,50 et 1,60, suivant que l'on augmente ou que l'on restreint le champ de la statistique. Voici néanmoins, à titre d'échantillon parmi les courbes possibles, celle que nous avons obtenue sur les 4.000 premiers exemplaires de la rive nord (de la Tène à Concise). Voir fig. 5 :

1,14	*1,17*	*1,20*	*1,23*	*1,26*	*1,29*	*1,32*	*1,35*	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*
2	7	29	62	120	190	280	*329*	302	272	255	252	265	289

1,56	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*
290	280	230	162	132	97	67	40	22	16	5	1	1

Dans la suite de nos recherches, l'intervalle entre les deux sommets s'est comblé par l'étude des stations de l'extrémité nord-est du lac (de la Tène à Cudrefin) et des stations de la rive sud, sans compter celles des deux lacs de Morat et de Bienne qui viennent pour la plupart s'insérer exactement entre les sommets de 1,35 et de 1,55. Cette binodalité ne correspond pas à un phénomène simple. D'après le résultat de nos élevages, nous pouvons en conclure néanmoins ceci. D'une part, il y a un phénotype caractérisé de 1,35 de mode, qui paraît spécial au lac de Neuchâtel (mais commun avec le Bodan, etc.) et qui correspond, verrons-nous, à une race caractérisée (v. *bodamica* = race V). D'autre part, entre 1,50 et 1,60 prédomine un phénotype peu net, qui correspond comme l'analyse génétique le mettra en lumière, à un mélange de deux races au moins (l'une spéciale aux lacs, l'autre commune avec certains marais), mais de deux races impossibles à distinguer par leurs seuls phénotypes en nature.

Cela dit, passons aux lacs de Bienne et de Morat. Ces deux lacs présentent deux populations très comparables l'une avec l'autre, de mêmes moyennes (1,51 et 1,49) et de mêmes limites extrêmes (sauf que nous n'avons pas rencontré de formes sublittorales dans le lac de Morat, sans doute faute d'investigations suffisantes). Aussi pouvons-nous les traiter ensemble. Voici la courbe de fréquences obtenue sur 600 exemplaires de ces deux lacs, y compris 23 exemplaires sublittoraux échoués sur les grèves de l'Ile de Saint-Pierre et de Locraz pendant une période de basses eaux:

	129	*132*	*135*	*138*	*141*	*144*	*147*	*150*	*153*	*156*	*159*	*162*	*165*
	1	8	16	38	69	78	85	78	66	45	32	20	16
Sublitt.:												3	1

	168	*171*	*174*	*177*	*180*	*183*	*186*	*189*	*192*	*195*	*198*	*201*	*204*
	14	6	7	5	3	3	4	3	1	0	1	0	1
Sublitt.:	3	1		3	3	1	2	3	1		1		1

Il va de soi que sur un nombre de 600 exemplaires seulement, on ne peut rien dire de précis en ce qui concerne la moyenne (1,50 environ) ni les régions centrales de la courbe. Par contre, bien que nous ayons exploré soigneusement les endroits exposés du lac de Bienne (Douanne, Gléresse et les promontoires de l'Ile de St-Pierre), ainsi que ceux du lac de Morat (Morat et Faoug), on voit que la limite inférieure de contraction est à chercher autour de 1,30. Ce n'est donc pas la var. *bodamica* Cless. qui habite ces lacs, mais seulement la var. *lacustris* Stud. Studer et Charpentier ont en effet désigné sous ce nom les exemplaires de 1,30 à 1,50 environ des environs de Bienne ou de Morat. Il y a par exemple dans la collection J. de Charpentier, à Lausanne, trois individus à 1,32; 1,37 et 1,39 récoltés par cet auteur à Morat (il a du reste évidemment choisi les exemplaires les plus contractés qu'il a trouvés) et étiquetés par lui *lacustris*. Il est probable, d'autre part, que les types de Studer lui-même (qui ne sont malheureusement pas conservés au Musée de Berne) provenaient autant du lac de Bienne que de celui de Neuchâtel[1]. Les formes des deux lacs de Bienne et de Morat constituent néanmoins une race héréditaire comme nous le verrons dans la suite et qui est identique à celle du Léman et des endroits semi-agités du lac de Neuchâtel (race IV).

Quant au Léman, il pose un problème très intéressant: bien que ce soit un lac plus grand que celui de Neuchâtel, et que sa superficie soit sensiblement celle du Bodan, la var. *bodamica* en est entièrement absente. Les *lacustris* qui s'y rencontrent sont sensiblement moins contractées que celles de ces deux lacs, et restent analogues à celles des lacs de Bienne et de Morat. Pour établir ce fait, nous avons exploré les stations de la rive suisse comprises entre Genève

[1] Il y a en effet, dans la collection Charpentier, deux exemplaires dus à Studer, provenant du Lac de Neuchâtel et mesurant 1.47 et 1.49.

et le Bouveret, ainsi que les environs d'Yvoire. Les environs de Genève (de Genève à Nyon et, sur rive française, de Genève à Nernier) ont d'ailleurs été étudiées par J. Favre, avec la précision qui est le propre de cet auteur, et il est parvenu aux mêmes conclusions: jamais ni lui ni moi n'avons trouvé de *bodamica* typiques (à labre relevé au-dessus du point d'insertion). Nous ignorons encore le détail des stations comprises entre Yvoire et le Bouveret, mais elles sont beaucoup moins exposées aux vents que les stations de la rive suisse et, d'autre part, les quelques exemplaires d'Evian que nous avons eus entre les mains sont exactement du même type que chez les autres. Voici la courbe de fréquence obtenue sur 1.000 exemplaires des stations sus-mentionnées:

	126	*129*	*132*	*135*	*138*	*141*	*144*	*147*	*150*	*153*	*156*	*159*	*162*	*165*	*168*
	1	2	8	26	41	74	101	148	158	138	113	63	35	20	14
Sublitt.:								1	1	1	9	5	6	9	6

	171	*174*	*177*	*180*	*183*	*186*	*189*	*192*	*195*	*198*	*201*	*204*	*207*	*210*
	17	8	8	1	3	4	4	0	3	4	1	1	3	1
Sublitt.:	9	7	3	2	3	3	1		1	1	1		1	

Il va de soi que 1.000 exemplaires sont insuffisants pour juger de tous les caractères d'une répartition des fréquences. Aussi cette courbe reste-t-elle irrégulière. Mais elle est suffisante pour démontrer — et c'était là notre seul but — que la limite inférieure de contraction n'est à chercher de nouveau qu'aux environs de 1,30 (un exemplaire sur 1.000 à 1,27, un à 1,29 et un à 1,31). Le Léman est donc habité, dans les stations exposées aux vagues, par une forme *lacustris* sortant très nettement des limites de la dispersion en eaux stagnantes (voir pl. 6, fig. 27-28), mais moins accusée cependant que les *bodamica* des lacs de Neuchâtel ou de Constance. En outre, comme nous le verrons par l'élevage, cette différence dans les phénotypes du Léman et du lac de Neuchâtel correspond à une différence dans les génotypes eux-mêmes. Le gros problème consistera donc à expliquer pourquoi l'adaptation aux conditions lacustres est moins poussée dans un lac aussi grand que le Léman que dans un lac moyen comme celui de Neuchâtel.

La solution de ce problème suppose naturellement la découverte des causes qui ont produit les var. *bodamica* et *lacustris*. Mais,

avant d'en venir aux causes, force est de s'en tenir tout d'abord aux lois, c'est-à-dire de chercher en fonction de quels facteurs varie le type *lacustris*. C'est pourquoi, au cours du prochain paragraphe, nous essayerons de montrer qu'au sein du même lac il y a corrélation exacte entre l'agitation de l'eau et la déformation *lacustris*. Mais dès maintenant, nous pouvons poser et résoudre une question préjudicielle, par la comparaison des faunes littorale et sublittorale de nos quatre lacs. On pourrait se demander, en effet, si ce n'est pas l'ensemble des conditions lacustres, prises en bloc, qui détermine l'apparition des var. *bodamica* et *lacustris*, et non l'agitation seule de l'eau. Autrement dit, ne serait-ce pas la nature chimique de l'eau des lacs, ou l'ensemble des conditions physico-chimiques propres à l'eau des lacs, qui produisent la déformation ?

A cet égard, l'existence de la faune sublittorale nous fournit d'emblée un argument décisif: entre 5 et 30 m. existe, dans les trois lacs Léman, de Neuchâtel et de Bienne, une petite variété semblable aux formes les plus allongées des marais et ne diffèrant d'elles que par la taille (pl. 5, fig. 48-52). Cette variété, que nous avons nommée en 1913 var. *Bollingeri*[1] a été draguée pour la première fois par le regretté E. Yung en face de Bellerive et de Morges, dans le Léman. Elle a été retrouvée en de nombreuses stations par Favre et nous avons pu en mesurer plus de 300 des lacs de Neuchâtel et de Bienne. Il s'agit donc d'une forme de très petite taille (17 à 23^{mm} en moyenne), de test très mince, à spire allongée et mince et à ouverture petite, qui rappelle ainsi de près, mais en plus petit encore, la var. *arenaria* des dunes de Belgique ou des mares valaisannes.

L'existence d'une telle forme, qui paraît assez répandue dans nos lacs quoiqu'elle soit naturellement difficile à draguer, montre assez que ce n'est pas le milieu lacustre comme tel, mais le milieu littoral qui produit les var. contractées. Bien plus, les relations qui existent entre les var. *bodamica-lacustris* Stud. et *Bollingeri* Piag. sont elles-mêmes instructives en mettant en évidence à la fois l'influence de l'agitation de l'eau et l'opposition des phénotypes littoraux et sublittoraux: ces relations sont, en effet, tout à la fois de progression avec la profondeur et, là où l'on peut faire une statistique suffisamment étendue, de binodalité.

[1] J. Piaget, *Les mollusques sublittoraux du Léman recueillis par M. le prof. Yung*, Zool. Anzeiger, XLII (1913), p. 616, fig. 1.

En ce qui concerne l'influence de la profondeur, nous n'avons pu, étant donné le nombre restreint d'exemplaires dragués, établir de corrélation nette entre l'allongement de la coquille et la profondeur de l'eau (à cet égard les moyennes caractérisant les stations sublittorales indiquées dans notre tableau des stations, au § 2, sont évidemment sujettes à caution). Mais les formes très allongées ne se trouvent qu'entre 20 et 30 m. D'autre part, comme l'a remarqué Favre (p. 238) on trouve entre 2-5 m. déjà et 10 m. des formes intermédiaires entre *lacustris* et *Bollingeri*.

Ces intermédiaires posent un problème intéressant: lorsque les deux variétés habitent une même station, mais à des profondeurs diverses, le type dominant, qui caractériserait ainsi s'il existe, la forme lacustre de l'espèce, est-il intermédiaire, ou bien nous trouverons-nous en présence d'une courbe binodale, donc d'une dualité de phénotypes ? On peut se demander, par exemple, si le caractère moins accentué de la var. *lacustris* dans le Léman, par rapport au lac de Neuchâtel ne pourrait pas tenir à l'abondance des *Bollingeri*, qui influeraient constamment sur les formes littorales par migration vers la surface, les formes littorales étant ainsi sans cesse contaminées au point de vue de la race, par des croisements avec les génotypes allongés de la faune sublittorale ? Je n'ai malheureusement pas pu trancher la question en ce qui concerne le Léman: il serait extrêmement long, en effet, de draguer quelques centaines de *Bollingeri* sur un même point, de manière à faire une courbe de fréquence tenant compte de toutes les profondeurs à partir du littoral. Par contre, en ce qui concerne le lac de Neuchâtel, le hasard m'a servi à merveille et m'a permis de choisir entre les deux termes de l'alternative et en faveur de la binodalité.

Voici les faits. Par les basses eaux de l'hiver 1927-28, en explorant les grèves de la Pointe-du-Grain, près de Bevaix, j'ai pu constater la présence d'un nombre considérable de *Bollingeri*, roulées sur le sable et voisinant avec des *lacustris* et quelques intermédiaires. Ce n'est pas chose aisée que de comprendre comment des coquilles ayant vécu à 10-30 m. peuvent échouer sur la grève d'un lac, aussi me suis-je d'abord demandé s'il ne s'agissait pas là de fossiles ou de formes d'étangs sablonneux (*arenaria*). Mais j'ai étudié chaque mètre carré des rares marais avoisinnants, sans rencontrer autre chose qu'une grande forme *turgida* à 1,65. Quant à l'hypothèse d'une forme fossile, elle ne saurait être entièrement exclue, mais

on trouve tous les intermédiaires entre le type en question et le type *lacustris* actuel du littoral. En outre, j'ai récolté sur le nombre un ou deux individus encore épidermés. Mon collègue et ami R. Wavre, qui a étudié au point de vue mathématique le problème des seiches et des vagues, a bien voulu m'apprendre alors que les courants verticaux qui résultent des différences brusques de température entre la surface et le fond des lacs peuvent fort bien prendre la forme de tourbillons, au lieu de consister en déplacements lents s'effectuant sur de larges espaces, et que ces tourbillons peuvent à la rigueur être assez violents pour expliquer la montée de coquillages vides. Sur quoi, en mai 1928, mon collègue O. Fuhrmann, professeur de zoologie à l'Université de Neuchâtel, reçoit d'un correspondant de Bevaix une boîte contenant de nombreux exemplaires de *Bollingeri*, plus des *Valvata*, *Bythinia*, etc., avec une lettre décrivant en tout autant de termes le phénomène prévu par R. Wavre [1].

Les Limnées éparses sur la grève de la Pointe-du-Grain représentaient donc bien des *stagnalis* de tous les fonds, littorales et sublittorales et leur mensuration devait permettre dès lors de résoudre le problème des rapports statistiques existant entre la *lacustris* et la *Bollingeri*. J'ai pu récolter 300 coquilles intactes de *Bollingeri* (et intermédiaires) et ai mesuré en outre les 300 premiers exemplaires rencontrés au même endroit de *stagnalis* non-*Bollingeri* (dont *lacustris* et intermédiaires) [2]. La courbe de fréquence de ces 600 individus s'est trouvée la suivante (nous avons groupé les degrés

[1] Dans cette lettre, le correspondant de M. Fuhrmann dit avoir observé, en face du rivage (et de l'endroit précis où nous avions récolté nos Limnées) une grande tache de cette écume lacustre que les pêcheurs appellent de la « jaffe ». En ce point, le mont tombe à pic à 30 m. en un trou que l'on désigne sous le nom de « marmite du Diable ». La tache était « prise dans un tourbillon d'eau et tournait avec le courant sur un espace de 50 m. » L'eau paraissait monter de la Marmite du Diable en soulevant des masses de débris. En outre, cette eau était pleine de bulles d'un « gaz » que l'observateur n'a pu enflammer malgré ses essais, et qui nous semble devoir être simplement de l'air: « Le gaz soulevait des milliers, je puis dire sans exagération des centaines de milliers de coquillages (surtout des *Valvata*), tous vides, excessivement friables, surnageant un instant et retombant quand ils n'étaient pas soutenus par la mousse formée des débris impalpables de ces coquillages. Il doit y avoir là un banc énorme de coquilles ». J'ai tenu à citer cette observation en détail pour montrer que la présence de *Bollingeri* sur les grèves n'a rien d'impossible, même lorsqu'elles ont vécu à 20 ou 30 m. Les circonstances m'ont malheureusement empêché d'aller draguer en cette région comme il aurait fallu.

[2] Nous avons classé ces exemplaires selon leur taille: sont sublittoraux les petits exemplaires allongés et littoraux ou intermédiaires les gros et les moyens.

par 5 et non par 3 comme précédemment, étant donné que la courbe porte sur l'ensemble du domaine de variation de l'espèce et ne comporte que 600 individus) :

	1,20	*1,25*	*1,30*	*1,35*	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*
Lac	3	18	52	*90*	63	40	29	25	36	49
Etangs avoisinants . . .							3	3	5	10

	1,70	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*	*2,10*
Lac	*53*	*53*	39	23	15	7	3	1	1
Etangs avoisinants . . .	10	2							

On voit que la binodalité de cette courbe est très nette, même en y adjoignant les rares exemplaires récoltés dans les marais en communication temporaire avec le lac. L'un de ces sommets est à chercher entre 1,35 et 1,39, ce qui correspond bien à la moyenne des individus littoraux de la Pointe-du-Grain : 1,37 (les stations environnantes sont de 1,38 à la Tuilière et de 1,36 au Châtelard). L'autre sommet est de 1,75 (en tout cas intermédiaire entre 1,70 et 1,79), ce qui correspond à peu près à la moyenne des individus classés *Bollingeri* (1,73, mais cette moyenne est légèrement inférieure au mode à cause du nombre des intermédiaires). Notons, en outre, que cette courbe n'a rien d'artificiel, en ce sens que nous n'avons rien fait pour éliminer les intermédiaires en récoltant d'un côté 300 *Bollingeri* et de l'autre 300 *lacustris*. Au contraire, nous avons mesuré tout ce que nous avons trouvé et avons eu même beaucoup de peine à parvenir à ce chiffre de 300 pour les deux groupes (les *lacustris* ne sont pas fréquentes sur cette grève).

En conclusion, l'existence de la var. *Bollingeri* Piag. et le fait de la binodalité prouvent : 1° que ce n'est pas le milieu lacustre comme tel, mais seulement le milieu littoral qui produit les var. *bodamica* Cless. et *lacustris* Stud. ; 2° que le milieu lacustre ne suffit pas à opérer une sélection rigoureuse des formes contractées puisqu'il n'élimine pas les formes allongées ; 3° que la var. *lacustris* et la var. *Bollingeri* effectuent de constants échanges comme en témoigne l'existence de formes intermédiaires ; 4° mais que ces échanges ne vont pas jusqu'à faire prédominer un phénotype intermédiaire, puisqu'au contraire la courbe de fréquence met en évidence l'existence de deux phénotypes nets, l'un de 1,35 environ de mode,

l'autre de 1,70-1,75. Ces conclusions valent-elles pour le Léman aussi bien que pour le lac de Neuchâtel ? C'est ce qui est probable, mais malheureusement non encore démontré.

§ 7. La corrélation entre l'agitation de l'eau des lacs et la contraction de la coquille.

Nous venons d'établir que la contraction de la coquille était particulière au milieu littoral, par opposition aux stations comprises entre 5-10 et 30 m. de fond. Or, l'action des vagues, déjà très affaiblie vers 5 m. de fond, devient nulle à partir de 10 m. On peut donc supposer, et c'est ce qu'ont admis tous les auteurs, que la contraction est fonction de l'agitation de l'eau. Clessin [1] constate le fait sans l'expliquer. Roszkowski, dans son beau travail sur les Limnées du Léman [2] observe le même phénomène, mais le considère comme actuellement inexplicable. Geyer par contre, a proposé une explication par cinétogénèse à laquelle nous avons déjà fait allusion et à laquelle nous nous rallierons pleinement. Mais il importe, avant d'en venir aux causes, de vérifier la loi et de rechercher si vraiment il y a corrélation simple entre l'agitation de l'eau et la contraction de la coquille.

Il faut à cet égard distinguer deux questions: la comparaison des lacs entre eux et la comparaison des stations d'un même lac. Les deux questions sont fort différentes, parce que d'un lac à l'autre la race dominante peut varier (à supposer que les var. *producta* et *turgida* constituent deux races, le phénomène sera tout différent suivant qu'un lac a été peuplé au début par l'une ou l'autre de ces formes). Dans un même lac on peut supposer au contraire que les races arrivent à trouver peu à peu les conditions qui leur conviennent. Ou, si la race est unique, il n'y aura plus que des accommodations phénotypiques à envisager, et la corrélation entre l'agitation et la contraction sera plus facile à établir si elle existe.

En ce qui concerne le premier problème, nous ne le traiterons pas à fond maintenant, mais seulement après avoir analysé les stations étrangères actuellement connues et les races en jeu dans nos

[1] *Mollusken-Fauna, Oesterr. Ung. u. d. Schweiz*, 1887, p. 527.

[2] *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman*. Rev. suisse Zool., T. 22, 1914, n° 15, p. 457.

populations. Disons seulement qu'en gros, la contraction est d'autant plus accentuée que les lacs sont grands, donc propices à la formation des vagues, mais que la règle souffre de nombreuses exceptions. Ainsi en Suisse, la contraction est maximum dans le Bodan et lac de Neuchâtel. Puis viennent le Léman, les lacs de Bienne et de Morat. Par contre, dans les lacs de Thoune et de Brienz, des Quatre-Cantons et de Zoug, le phénomène n'existe pas. Il y a donc là au moins deux difficultés: pourquoi les formes du Léman sont-elles moins accentuées que celles de Neuchâtel, et pourquoi les Limnées de Zoug à Oberwil, par exemple, sont-elles normales, quoique aussi exposées aux vagues que celles de Morat et de Faoug, celles-ci étant déformées ? Renvoyons donc la question à plus tard, pour ne traiter ici que des quatre lacs romands.

En ce qui concerne le second problème, nous croyons pouvoir affirmer qu'au sein d'un même lac, la contraction est en fonction directe de l'agitation. Pour établir cette loi, nous avons surtout étudié le lac de Neuchâtel, spécialement favorable pour ce genre d'analyse à cause de sa forme simple et son orientation. Il est constitué, en effet, par une grande fosse de 45 km. de long environ et de 7 à 10 kilomètres de large, parallèle à la chaîne du Jura. Les vagues principales sont dues au vent du nord ou « bise » et au vent d'ouest ou « vent », mais étant donnée la position du lac par rapport aux montagnes environnantes, les deux vents ont des directions à peu près exactement inverses, balayant ainsi alternativement les rives avec la même force, mais en sens contraire. Sans doute y a-t-il une différence entre la rive sud, bordée de hautes falaises et la rive nord peu accidentée, mais si nous bornons nos analyses à une seule rive, il sera possible de distinguer à coup sûr les stations exposées aux deux vents, les stations exposées à un seul vent et les stations non exposées.

Nous avons pu ainsi classer neuf types de stations, en fonction de l'exposition et du substrat:

I. Stations exposées aux deux vents, situées sur des rives faisant cap et à substrat composé de galets ou de rochers: les quais de Neuchâtel et le promontoire de la Raisse[1]: stations à 1,30-1,32 (v. *bodamica*). Voir pl. 5 fig. 53-54.

[1] Les caps trop pointus comme la Pointe du Grain ne sont pas à classer ici parce que la partie exposée aux deux vents est trop exiguë.

	1,14	1,17	1,20	1,23	1,26	1,29	1,32	1,35	1,38	1,41	1,44	1,47	1,50	1,53	1,56	1,59	1,62	1,65	1,68	1,71	1,74	1,77	1,80	1,83	1,86	1,89	1,92	1,95	1,98	2,01	2,04	2,07	2,10
I (1,31)	1	3	10	22	39	55	**72**	57	31	8	1	0	1																				
II (1,35)		2	12	15	22	36	49	**71**	46	25	13	5	3	1																			
III (1,42)					1	5	23	43	55	**70**	43	25	23	6	5	1																	
IV (1,48)					1	2	4	16	31	33	**56**	**55**	30	15	**29**	5	7	6	5	3	2												
V (1,53)					1	2	5	5	17	35	32	**37**	29	21	23	**27**	23	15	9	14	3	9	4	1	1								
VI (1,58)					1	1	1	2	3	8	8	16	38	38	**57**	43	23	22	17	8	6	3	3	1	1								
VII (1,63)									1	2	7	8	33	26	38	35	**44**	24	20	20	16	12	[illegible]	2	1	1	1						
VIII (1,68)												2	5	14	22	27	44	**53**	35	29	24	21	[illegible]	5	3	2	2	1	1	1			
IX (1,73)												1	4	5	15	18	20	22	**35**	**35**	**34**	26	2[illegible]	20	16	10	7	5	3	1	1	1	1

II. Stations exposées aux deux vents, à substrat identique, mais situées sur des rivages ne faisant point cap: les rives de Monruz-Champreveyres (entre Neuchâtel et St-Blaise) ou de Serrières, Chez-le-Bart, etc.: moyennes 1,34-1,36 (v. *bodamica*). Voir pl. 5 fig. 55-57.

III. Stations à substrat caillouteux (identique aux substrats précédents) mais exposées à un vent seulement: grève de Colombier (exposée à la bise, mais abritée du vent) ou de St-Blaise-Marin (inverse): moyenne 1,42 [1] (v. *lacustris*). Voir pl. 5 fig. 58-60.

IV. Stations exposées à un seul vent et à substrat mi-caillouteux mi-sablonneux (phragmitaie avec quelques galets): Marin, Préfargier, la Tène: stations à 1,47-1,49 (*lacustris*). Voir pl. 5, fig. 61-62.

V. Stations exposées à un seul vent, à substrat entièrement sablonneux et vaseux (phragmitaies): Marin 1,53 (*lacustris-intermedia*) Voir pl. 5 fig. 63-64.

VI. Stations à substrat sablonneux (identique au précédent), exposée également à un seul vent, mais à vagues atténuées à cause du fond très faible (à 1 km. de la rive le fond n'est encore que de 1 m. 50 environ): Grand Marais, en face de Champion: stations à 1,58 (*intermedia*). Voir pl. 5 fig. 65-66.

VII. Même substrat et même fond, mais dans des baies presqu'entièrement abritées du vent: la Réserve en face de Witzwil, par exemple: station de 1,63 (*intermedia-turgida*). Voir pl. 5 fig. 67-68.

VIII. Marais temporairement recouverts par le lac: la Tène, la Sauge, etc.: stations à 1,66-1,72 (*turgida-elophila*). Voir pl. 5 fig. 69-70.

IX. Faune sublittorale: stations à 1,73-1,80 (*Bollingeri*). Voir pl. 5 fig. 49-52.

Nous avons récolté au hasard 300 exemplaires de chacun de ces neuf types de stations. Ceux des stations I proviennent tous de la Raisse, des stations II de Monruz-Champreveyres, des stations III de Colombier et de l'embouchure de Mouson (St-Blaise-Marin), des stations IV de Préfargier et la Tène, des stations V de Marin (alentours du « Port de Marin »), des stations VI du Grand Marais (lac), des stations VII de la Réserve, des stations VIII de la Tène

[1] Il faut éliminer ici naturellement les mares temporaires de Colombier, à 1,56 et 1,50, le port et les mares de St-Blaise, etc.

et la Sauge et ceux des stations IX de la Pointe-du-Grain (échoués sur la grève). Voir p. 341 le tableau obtenu pour ces 2.700 exemplaires.

Ces courbes de fréquence sont pleines d'enseignement. D'abord, et c'est là le résultat essentiel, elles démontrent clairement l'existence d'une corrélation directe entre le complexe agitation × substrat et la contraction de la coquille: les stations les plus exposées aux vagues (qui sont naturellement aussi les plus caillouteuses) sont caractérisées par les populations les plus contractées, et, à agitation égale (IV et V), les stations les moins riches en galets présentent les phénotypes les plus allongés. Les neuf groupes de stations étudiées peuvent à cet égard être considérées comme classées dans l'ordre d'agitation décroissante et, comme on voit, cette sériation concorde entièrement avec l'ordre de la contraction décroissante. Il y a donc corrélation parfaite, par le rang tout au moins. Il n'est malheureusement pas possible de faire plus puisque nous ne disposons d'aucune donnée sur la mesure des vagues selon des moyennes annuelles ou saisonnières.

En second lieu, ces courbes nous montrent l'existence de trois types au moins de populations, un type caractérisé par les stations I-II, le second par les stations III-VI et le troisième par les stations VII-IX.

Le premier type de population est caractérisé par les phénotypes à 1,30-1,35. Nous retrouvons ici une conclusion sur laquelle nous avons plusieurs fois insisté déjà (p. 331), c'est qu'il existe dans le lac de Neuchâtel un type spécialement contracté, le type *bodamica* qui paraît assez nettement distinct des types à 1,41-1,50, propres aux stations moins exposées et aux stations des lacs Léman, de Bienne et de Morat. Comme on peut le constater par l'examen des courbes, le premier phénotype est peu variable, les individus restant presqu'entièrement compris entre 1,17 et 1,50. Il paraît ainsi correspondre à une race précise et simple, ce que nous verrons effectivement au moyen des élevages en aquarium.

Au contraire, les stations III-VI forment un ensemble beaucoup plus complexe. Les populations du groupe III constituent la transition entre le type précédent et celui-ci: elles pourraient être considérées soit comme des morphoses du type I-II mais en stations moins agitées, soit comme des morphoses du type IV-VI, mais sur substrats caillouteux. Nous verrons grâce à l'analyse génétique que cette seconde solution est la bonne. Quant aux populations IV-VI,

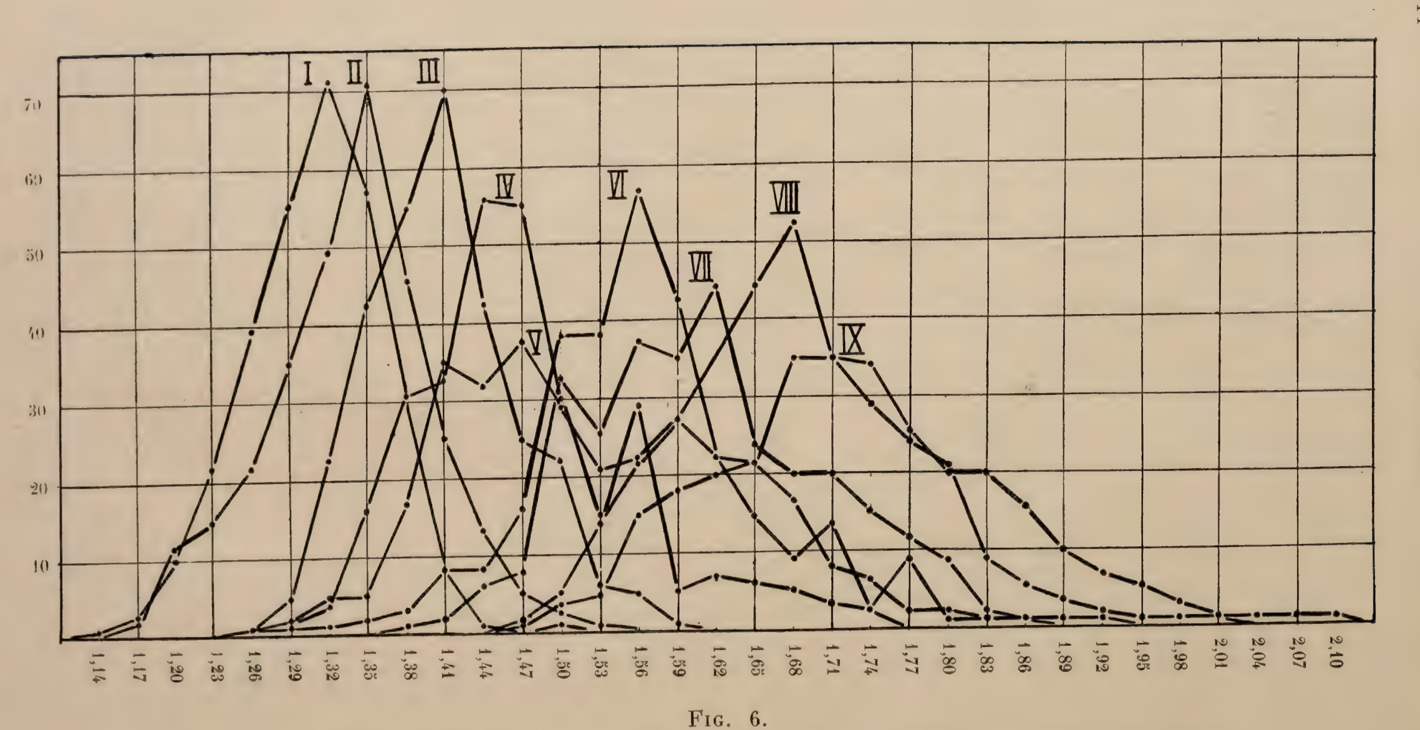


Fig. 6.

Courbes de fréquence des populations lacustres habitant les stations classées par ordre d'agitation décroissante (les chiffres I à IX correspondent aux chiffres du tableau de la p. 341).

on voit d'emblée qu'elles sont hétérogènes, parce que les courbes semblent plurinodales (voir précédemment fig. 5) et surtout parce que leur domaine de variation est beaucoup plus grand que celui des populations I-II. Nous verrons dans la suite qu'en fait, les stations peu exposées aux vagues du groupe II-VI hébergent au moins deux races distinctes, l'une encore propre aux lacs (var. *lacustris*: race IV), l'autre identique à celle des *turgida* les plus accentuées des marais (race III).

Quant aux populations VII-IX, elles paraissent également hétérogènes, les unes présentant un indice de contraction analogue à celui de beaucoup de stations d'eau stagnante, les autres des indices inférieurs. Nous verrons à l'analyse génétique, que leur composition comporte un mélange d'au moins trois races, la race III (*turgida*), la race II (le type de l'espèce) et la race I (très allongée en aquarium). Nous n'avons du reste malheureusement pas pu élever de *Bollingeri* en aquarium.

Cela dit, on peut pressentir que cette corrélation entre la contraction de la coquille et le complexe agitation × substrat est due à deux séries de causes enchevêtrées. D'une part, il doit y avoir là un phénomène d'ordre phénotypique: indépendamment, en partie, de la race (nous chercherons à déterminer jusqu'où va cette indépendance), le complexe agitation × substrat crée des accommodations plus ou moins localisées suivant le type de milieu qui caractérise la station. D'autre part, il doit y avoir aussi là un phénomène d'ordre génotypique: étant donnée l'existence de plusieurs races (et quelle que soit l'origine de ces races), chacune trouve plus ou moins les conditions ambiantes qui lui conviennent, ou qui conviennent aux morphoses qu'elle est capable de produire. Ce sera la tâche propre à notre analyse génétique ultérieure que de faire la part de ces deux séries de causes et de montrer éventuellement leurs relations au cas où une adaptation génotypique héréditaire pourrait être conçue comme le prolongement des accommodations simplement phénotypiques.

Cherchons maintenant à montrer que le phénomène établi en ce qui concerne les stations du lac de Neuchâtel peut se retrouver au Léman ou dans les autres lacs, indépendamment des comparaisons entre les contractions moyennes de ces différents lacs.

Notons d'abord que la rive sud du lac de Neuchâtel, tout en présentant une contraction moyenne des populations moins

accentuée que la contraction des phénotypes de la rive nord, obéit aux mêmes lois. Les stations à phénotypes les plus contractés sont celles de la pointe de Montbec 1,43 et de Cudrefin 1,42: or, la première est une grève caillouteuse très exposée et la seconde est située sur les glacis de la jetée de Cudrefin. Les stations à 1,49-1,60 sont par contre comparables à celles des groupes IV-VI. Mais pourquoi, d'une manière générale, la rive sud présente-t-elle des populations moins déformées que la rive nord ? Nous voyons deux explications à cela. Il se pourrait, en premier lieu, que cette rive fût moins exposée aux vagues que la rive nord, étant données les hautes falaises qui la bordent d'un bout à l'autre et la protègent certainement du vent d'ouest. Malheureusement, toute mesure de l'intensité des vagues reste actuellement impossible et il faut se contenter d'une appréciation subjective sur ce point essentiel. En second lieu, le substrat de cette rive est molassique, alors qu'il est calcaire sur la rive nord, sauf précisément à la Tuilière et à la Pointe-du-Grain, où la contraction est de 1,38 et 1,37 au lieu d'être de 1,33-1,35 comme nous nous y attendions [1]. Peut-être le facteur terrain joue-t-il donc un rôle: les coquilles de la rive sud nous ont paru plus minces que celles de la rive nord, et comparables en cela aux coquilles du Léman, qui sont également plus minces et moins contractées. Mais au Bodan, dont les rives sont molassiques comme celles du Léman, vit une *bodamica* typique, plus contractée même qu'au lac de Neuchâtel (Wasserburg: 1,29). La nature géologique du substrat ne semble donc pas suffire à expliquer la forme de la coquille, ce qui nous ramène à la première interprétation: la rive sud du lac de Neuchâtel est très probablement moins exposée aux vagues que la rive nord, et son substrat est ordinairement moins caillouteux, d'où une prédominance des formes correspondant aux stations IV-VII de la rive nord et d'où le fait que, même sur les grèves à galets de la pointe de Montbec, la contraction ne soit que de 1,43. Au point de vue des races, telles que nous les révélera l'analyse génétique, nous pouvons dire que la race V (correspondant aux phénotypes 1,30-1,36) est spéciale à la rive nord, et que les races IV et III ont suffi à la rive sud, étant donnée sa moindre exposition

[1] Pour ces deux stations, il y a d'autres explications possibles: la station de la Tuilière est un peu abritée du vent d'ouest. Quant à la Pointe du Grain, c'est un cap si pointu que ses rives ne sont jamais exposées qu'à un seul vent, la rive est à la bise et la rive ouest au « vent ».

aux vagues et son substrat moins caillouteux (la race IV a produit sur les grèves à galets de cette rive, les morphoses *lacustris* à 1,43 et 1,42, tandis que la race III prédomine chez les *intermedia*).

Ces remarques nous conduisent au cas du Léman. Si nous comparons entre elles les stations du Léman, nous retrouvons les mêmes lois que dans le lac de Neuchâtel: les populations les plus exposées aux vagues sont les plus contractées. Mais il est beaucoup plus difficile de classer les stations, par ordre d'agitation croissance de l'eau, que dans le lac de Neuchâtel, étant donnée la forme compliquée du lac. Les rives qui reçoivent le maximum de bise ne sont, en effet, pas celles qui sont le plus exposées au vent d'ouest, et vice-versa. Ainsi que l'a bien noté Forel [1], les vagues les plus fortes de bise sont à chercher entre Nyon et Coppet, dans le « Petit lac » et les vagues les plus fortes de vent entre Morges et Cully, c'est-à-dire sur une côte très protégée de la bise. Néanmoins, l'inspection du tableau des stations permet certaines constatations.

Les stations du Léman peuvent être réparties en trois groupes: de 1,37 à 1,44; de 1,45 à 1,51 et de 1,52 à 1,68. Or, le premier groupe n'est représenté que de Coppet à Nyon [2] (Mies 1,44, Coppet 1,41, Crans 1,37, Nyon 1,42) et sur la pointe de Bellerive (1,41). Le deuxième groupe est représenté surtout sur la côte de Cully à Rolle, ainsi que sur la rive savoyarde d'Hermance à Yvoire, et le troisième groupe caractérise les ports abrités (Genthod, Promenthoux, Anières et les environs de Villeneuve. Il y a donc corrélation nette entre la contraction de la coquille et l'agitation de l'eau. Il nous semble, en effet, certain que les rives du « Petit lac », de Nyon à Coppet, sont les plus exposées aux vagues. D'une part, elles reçoivent la bise directement, alors que toute la rive nord, de Rolle à Villeneuve, est protégée contre le vent, quoiqu'à des degrés divers. D'autre part, si le vent d'ouest produit ses plus fortes vagues sur cette rive nord, le rivage de Coppet à Nyon n'est nullement protégé contre lui et les vagues y sont déjà très fortes. La grève à galets de Crans, où nous avons observé le maximum de contraction (1,37) est ainsi exposée aux deux vents principaux, au moins autant que les rives de Chez-le-Bart (1,34) ou St-Aubin (1,31) pour le lac de Neuchâtel.

[1] *Le Léman*, Lausanne, 1892-4.
[2] Voir pl. 6 fig. 27-28.

Mais si la comparaison des stations du Léman entre elles-mêmes confirme la loi, on peut se demander, par contre, pourquoi dans son ensemble, la population du Léman est moins contractée que celle du lac de Neuchâtel. La population du Léman reste en effet identique à celle de la rive sud du lac de Neuchâtel (sauf les stations à 1,37 et 1,41) et n'atteint pas la contraction des formes les plus accentuées de la rive nord (1,31-1,36). Quelle peut être la raison de ce fait étrange ? Sans vouloir discuter encore la question des races (nous n'avons pas trouvé la race V dans le Léman, mais seulement les races IV et III) et en nous tenant uniquement au problème des phénotypes, nous voyons trois facteurs au moins, dans le milieu extérieur, qui pourraient expliquer cette différence. Ces trois explications ne sont d'ailleurs pas contradictoires entre elles.

En premier lieu, il est fort possible, quoique le Léman soit plus grand au total que le lac de Neuchâtel, que l'intensité moyenne annuelle des vagues y soit moindre que sur les rives neuchâteloises. Nous venons de voir pourquoi en ce qui concerne le rivage de Rolle à Villeneuve, qui est abrité de la bise, alors que la rive française, d'Yvoire à St-Gingolph, est abritée du vent d'ouest. Il n'y a guère que la bande comprise entre Nyon et Coppet qui soit aussi constamment exposée aux deux vents que le lac de Neuchâtel ; aussi y trouve-t-on une forme à 1,37 qui rappelle de près les variétés neuchâteloises à 1,35-1,36. Seulement, il est évident que si les formes à 1,45-1,55 peuvent se multiplier dans tout le Léman, un aussi petit espace que la rive de Coppet à Nyon ne saurait sans doute être suffisant pour permettre une sélection des formes contractées. Et, comme les génotypes de 1,50-1,55, ainsi que nous le verrons, peuvent donner des morphoses de 1,42-1,37, on ne verrait pas se former dans le « Petit lac » des formes comparables à celles que l'on rencontre de Concise à St-Blaise, dans le lac de Neuchâtel. Cette première explication reposerait donc sur le fait que l'eau est moins agitée dans le Léman, sauf en ce qui concerne un espace d'une dizaine de kilomètres : en d'autres termes, le « Grand lac » (de Nyon-Yvoire à Villeneuve) serait moins exposé aux vagues que la rive nord du lac de Neuchâtel, et le « Petit lac » pourrait être assimilé au cas des lacs de Bienne et de Morat, trop exigus pour que les *bodamica* s'y développent.

En second lieu, on pourrait invoquer la rareté relative des Limnées du Léman. Il est frappant, en effet, lorsqu'on est habitué

à récolter des centaines d'exemplaires dans chaque station du lac de Neuchâtel, de constater quelle difficulté on éprouve à se procurer du matériel sur les rives du Léman. Ce n'est pas seulement affaire de configuration extérieure du rivage: les individus sont beaucoup moins fréquents et beaucoup plus isolés que dans le lac de Neuchâtel. Il nous est arrivé, par exemple, d'entrer dans l'eau et d'explorer pendant des heures une station rocheuse en ne trouvant qu'un seul exemplaire. Sur les rives neuchâteloises, au contraire, là où l'on aperçoit un individu, on en trouve rapidement des quantités, et nous ne saurions indiquer un seul recoin de littoral d'où l'espèce soit absente. De plus, et ceci est essentiel, tous les mollusques sont plus rares dans le Léman que dans le lac de Neuchâtel, sauf peut-être les *Valvata* et presque tous présentent une coquille beaucoup plus mince. Les observations de Roszowski et de Favre, à cet égard, correspondent entièrement à la réalité.

Cela étant, il se pourrait que, les exemplaires demeurant beaucoup moins nombreux, ils trouvent plus facilement des endroits abrités, dans les fentes des rochers ou sous les caillous. La chance moyenne d'exposition aux vagues est évidemment proportionnelle, dans une certaine mesure, au nombre des individus habitant une même station Il y aurait donc là un facteur à considérer, qui reviendrait, comme le premier, à une question d'agitation de l'eau.

En troisième lieu, lorsque l'on compare les Limnées du lac de Neuchâtel non seulement à celles du Léman, mais surtout à celles du lac des Quatre-Cantons ou du lac de Zoug, où n'existe aucune forme *lacustris*, on peut se demander si le facteur temps ne joue pas un rôle essentiel. Les lacs de la Suisse centrale ne contiennent en effet, que les formes allongées (1,71-1,79), comme c'était le cas des grèves de Marin et de la Tène au néolithique (alors que la forme actuelle de ces stations du lac de Neuchâtel est de 1,37-1,47): l'hypothèse se présente aussitôt que cette différence est due à la jeunesse des lacs sub-alpins, ceux-ci ayant été recouverts beaucoup plus longtemps par les glaciers que les lacs sub-jurassiens. D'autre part, d'après les géologues, il pourrait y avoir jusqu'à 1000 ans d'écart entre le Léman et le lac de Neuchâtel, la dernière avance du glacier s'étant produite jusqu'aux Mormonts (la Sarraz), recouvrant ainsi encore le Léman alors que le lac de Neuchâtel était déjà habitable. Si l'on estime avec les géologues, nos lacs à 10.000-30.000 années d'âge, cela ferait une différence entre les deux

lacs de 1/30 à 1/10, ce qui est appréciable. Comme, enfin, nous savons par les beaux travaux de J. Favre que les morphoses lacustres de la *Valvata piscinalis* ne se sont pas produites dès le paléolithique, mais très lentement au cours des âges (la *Valv. antiqua* ne date guère que du néolithique), et que l'étude des Limnées fossiles nous conduira aux mêmes conclusions (§ 10), on pourrait admettre que la différence entre les *stagnalis* du Léman et celles du lac de Neuchâtel fût essentiellement une différence d'âge: les formes du lac de Neuchâtel, celles du Léman et celles des lacs de la Suisse centrale caractériseraient ainsi les trois stades d'âge d'une même évolution.

Nous nous garderons, pour le moment, de choisir entre ces hypothèses et nous bornerons à renvoyer cette question à plus tard, lorsque nous aurons analysé au point de vue génétique les formes du Léman et examiné les différentes théories évolutionnistes permettant d'interpréter le phénomène d'ensemble que constitue l'adaptation de la *Limnaea stagnalis* aux lacs de la Suisse romande.

Il reste à parler des lacs de Bienne et de Morat. Ces lacs rentrent dans la loi générale, tant au point de vue de la comparaison de leurs stations entre elles qu'au point de vue des rapports entre la population globale de ces lacs et celle du lac de Neuchâtel. Au point de vue des stations particulières, il est immédiatement visible que les populations les plus contractées de ces lacs (1,45) se trouvent aux endroits les plus exposés aux vagues: Morat-Faoug, Douanne et les caps de l'Ile de St-Pierre. Les populations les plus allongées (1,60-1,66) se trouvent dans les baies tranquilles (Guévaux, Nant, Locraz, et Cerlier) et les formes intermédiaires (1,50 environ) aux endroits moyennement exposés. Quant à l'amplitude générale des variations, il est naturel que ces lacs ne présentent pas de phénotypes inférieurs à 1,45 et ignorent ainsi les formes à 1,30-1,36 du lac de Neuchâtel et les formes à 1,37-1,41 du Léman, puisque ce sont des lacs beaucoup plus petits et par conséquent à vagues beaucoup moins fortes.

Un fait intéressant est cependant à noter. Il est presque certain qu'une station comme celle de Douanne (à mi-chemin entre Neuveville et Bienne) est plus exposée aux vagues qu'une station semi-abritée comme celle de Marin (dans la baie de St-Blaise, lac de Neuchâtel): cependant on trouve des variétés à 1,41-1,42 dans ce dernier milieu, alors que le milieu de Douanne ne donne pas de phénotype inférieur à 1,45. Un tel fait montre clairement que le

phénotype propre à une station donnée n'est pas seulement dépendans des conditions particulières de cette station, mais de l'ensemble de la population du lac à laquelle elle appartient. Ce phénomène est de nature à nous expliquer pourquoi, même si les formes de Coppet-Nyon sont aussi exposées aux vagues que celles de Neuchâtel, elles peuvent être moins accentuées que les variétés de ce dernier lac, puisque le reste des rives du Léman est sans doute moins constamment venteux que le lac de Neuchâtel pris dans son ensemble.

En conclusion, malgré quelques anomalies de détail certainement expliquables, on peut dire que la contraction de la coquille des *Limnaea stagnalis* est fonction du complexe agitation × substrat.

§ 8. Les courbes de variation des individus des rivières, des mares communiquant avec les lacs et des mares dérivant de l'ancien lac de Neuchatel.

Comme nous l'avons déjà entrevu à propos des stations de fleuves et de rivières (§ 2), la var. *Rhodani* Kob. ne semble pas constituer une formation directement influencée par le milieu fluvial, puisqu'on ne la rencontre qu'à la sortie des grands lacs: c'est un dérivé des variétés lacustres, envahissant les fleuves dans la mesure où il trouve là un milieu analogue à celui auquel il est habitué. L'examen de la courbe des individus semble bien confirmer la chose, ou du moins n'infirme pas cette hypothèse, que seuls les élevages confirmeront réellement. Sur 300 exemplaires (dont 150 du Rhône à Genève, et le reste de la Thielle et de l'Aar), la moyenne s'est trouvée de 1,58 (cf. les stations du groupe VI, que nous avons signalées au paragraphe précédent). Voici la courbe de fréquence de ces individus:

1,29	*1,32*	*1,35*	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*
1	1	1	2	5	13	19	31	42	41	43

1,62	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*
32	21	19	10	7	4	3	3	1	1

On constate tout d'abord que 73 exemplaires sur 300, soit près du quart (le 24 %), sont en-dessous du premier millésile des marais (1,529), donc de la limite inférieure de contraction en stations non-lacustres. Mais, d'autre part, on voit que cette var. *Rhodani*

ne fournit pas d'individus aussi contractés que les phénotypes lacustres à 1,31 et 1,35 (*bodamica*). Il s'agit donc très probablement ici d'une forme lacustre intermédiaire, de même race que les phénotypes 1,42-1,53, mais un peu moins contractée puisque les rives fluviales sont moins exposées aux vagues et aux remous que les rives lacustres. C'est ce que l'élevage confirmera, en montrant que les formes de Thielle et de Nidau appartiennent à la même race (race IV) que celles de St-Blaise (1,42), etc.

Passons aux étangs communiquant avec les lacs et aux étangs issus de l'ancien lac de Neuchâtel. Comme on s'en souvient, le gros problème que pose ces stations est de savoir si les formes qui les habitent sont des reliquats héréditaires du lac ou ne sont que des formes contractées de marais sélectionnées par la nappe lacustre. A cet égard, les moyennes mêmes des stations ne nous apprennent pas grand'chose. Nous avons vu que ces stations présentent presque toutes des moyennes inférieures à celles des stations de marais (1,53-1,63 au lieu de 1,65-1,90). Mais, à ces moyennes inférieures correspond-il un pour-cent appréciable d'individus sortant de la limite inférieure de contraction en eaux calmes ou bien les écarts sont-ils insignifiants ? Voilà la question qu'il s'agit de résoudre maintenant.

Voici d'abord une courbe de 1000 individus des mares communiquant avec les lacs de Neuchâtel, Bienne, Morat et Léman[1]. Ils sont répartis comme suit : 500 exemplaires des mares voisines du lac de Neuchâtel (moyenne 1,57), 400 exemplaires des mares communiquant avec les lacs de Bienne et de Morat (moyenne 1,65) et 100 exemplaires des mares voisines du Léman :

	1,35	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*
Neuchâtel .	1	5	8	15	22	60	67	64	70	64	46	29	18
Bienne et Morat .				2	5	11	13	28	51	59	73	55	40
Léman . .					2	7	9	11	14	9	15	10	10
Total . . .	1	5	8	17	29	78	89	103	135	132	134	94	68

	1,74	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*	*1,98*	*2,01*	*2,04*	*2,07*	*2,10*
Neuchâtel .	11	6	5	3	1	1	1	0	0	1	1	1	0
Bienne et Morat .	28	15	15	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0
Léman . .	2	2	0	1	0	2	0	2	2	1	0	0	1
Total . . .	41	23	20	5	4	3	2	2	2	2	1	1	1

[1] Voir la courbe III de la fig. 4, p. 308

Cette courbe est intéressante à divers égards. On peut constater, en premier lieu, que 138 exemplaires sur 1.000, soit environ 1 exemplaire sur 7, sont en-dessous de la limite inférieure de contraction en stations non-lacustres; voir pl. 6, fig. 46-47, 53-54 et 55-56 (1,52 et au-dessous). Ce résultat est appréciable et ne saurait être mis au compte du hasard. En second lieu, on voit que les formes les plus contractées de ces mares rejoignent presque le phénotype *lacustris*. J'ai trouvé, en effet, 60 exemplaires (sur 1.000) inférieurs à 1,50, alors que les rares individus de ce coefficient, récoltés dans les marais, ne sont plus que des malformations. Ces 60 exemplaires, tout en présentant un test fragile et d'assez grande taille, ressemblent, par leur contraction, aux nombreuses formes des stations à 1,47-1,50 et seraient déterminées *lacustris* ou *intermedia* par les systématiciens. En troisième lieu, il est frappant de constater que la population phénotypique de ces mares est fonction des phénotypes des lacs correspondants, ce qui semble bien indiquer une influence héréditaire ou génotypique. Par exemple les mares communiquant avec les lacs de Bienne et de Morat, tout en présentant certaines formes nettement influencées par les lacs (18 exemplaires sur 400, soit 1 exemplaire sur 22, de 1,52 et en-dessous) sont en moyenne sensiblement plus allongées que les formes des mares neuchâteloises. Les variétés des mares communiquant avec le Léman sont à cet égard intermédiaires. Or, les phénotypes lacustres présentent précisément une contraction plus accentuée dans le lac de Neuchâtel que dans le Léman, et plus accentuée dans le Léman que dans les lacs de Bienne et de Morat. Voici un petit tableau mettant la chose en évidence:

	Moyenne des individus habitant les mares en communication avec le lac	Nombre d'exemplaires de 1,52 et au-dessous	Moyenne des populations lacustres les plus contractées
Lac de Neuchâtel. . .	1,57	1 sur 5	1,30 — 1,35
Léman	1,62	1 sur 10	1,37 — 1,41
Lacs de Bienne et de Morat.	1,65	1 sur 22	1,45 — 1,48

Si nous examinons maintenant le détail des mares en communication avec le lac de Neuchâtel, la corrélation se vérifie également. La station à phénotype le plus contracté est celle de la mare du Port d'Hauterive (voir § 2), dont la moyenne est de 1,53 et qui présente 58 exemplaires sur 150 de 1,52 et au-dessous (plus de 1 sur 3). Or, les populations habitant le lac à cet endroit sont de 1,35

et 1,55 (1,53 dans le port et 1,35-1,38 au dehors du port). Puis vient la station des mares de l'établissement de pisciculture de Boudry: moyenne 1,58 et 1 exemplaire sur 4 de 1,52 et au-dessous). Or, cette station, sans être reliée au lac par un canal, est alimentée périodiquement par des œufs ou des jeunes provenant du lac à Colombier et à Bevaix (stations à 1,38-1,60). Quant aux stations à 1,60-1,65, elles sont toutes situées près des rives où subsistent des formes analogues dans le lac lui-même.

Ainsi, ce que nous avions vu par l'examen des moyennes des stations se confirme à l'analyse des courbes de fréquence des individus eux-mêmes: la population des mares en communication avec les lacs présente des caractères distincts de celle des eaux stagnantes et voisines de celle des lacs. Hérédité d'une race spéciale aux lacs, ou sélection ? Nous ne pouvons encore trancher la question, car il se pourrait que les formes de 1,52 et au-dessous qui constituent le huitième des présentes populations et qui les différencient ainsi de celles des marais fussent en réalité latentes dans le patrimoine héréditaire des races d'eau stagnante, mais masquées par le jeu des croisements et des dominances: le lac aurait, dans ce cas, simplement éliminé les races allongées et sélectionné ainsi les races contractées, sans que celles-ci fussent le moins du monde un produit du milieu lacustre. L'analyse génétique peut seule trancher cette question.

L'examen des individus habitant les mares qui sont issues de l'ancien lac de Neuchâtel conduit à des conclusions du même genre, mais beaucoup plus suggestives puisqu'il n'y a plus ici d'action directe possible de la part des populations lacustres. Il s'agit, en effet de populations issues de celles du lac, mais isolées depuis une trentaine d'années. Or, chose très intéressante, la courbe de fréquence des individus de ces stations (étangs de la Maison Rouge, de la Directe et d'Epagnier) coïncide presque avec celle des étangs communiquant avec le lac, sauf en ce qui concerne certaines formes très allongées qui ne sont plus représentées, car ces stations étaient situées, avant la correction du lac, en un endroit peu propice aux races subulées. Voici cette courbe de fréquence[1] (prise sur 1.000 individus):

	1,35	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*
Ancien lac.		1	4	11	37	64	100	146	166	164	125
Mares communiquant avec les lacs . . .	1	5	8	17	29	78	89	103	135	132	134

[1] Voir la courbe IV de la fig. 4, p. 308.

	1,68	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*	*1,98*
Ancien lac.	79	53	35	11	7	3	1				
Mares communiquant avec les lacs . . .	94	68	41	23	20	5	4	3	2	2	2 etc.

On voit d'emblée, à lire cette courbe, que la population de ces mares a conservé un certain nombre de caractères lacustres. Tout d'abord, sur ces 1.000 exemplaires, il y en a 117 de 1,52 et au-dessous, soit 1 exemplaire sur 8 ou 9 dépassant la limite inférieure de contraction en stations non-lacustres. D'autre part, il est frappant, à examiner sans plus la morphologie de la coquille (voir pl. 6, fig. 13-20), de constater que le galbe de ces individus est, en moyenne, beaucoup plus semblable à celui des populations lacustres voisines (stations à 1,58-1,63 de Witzwil vivant à quelques centaines de mètres de là sur les rives actuelles du lac) qu'à celui des variétés habitant la vieille Thielle à Epagnier, Montmirail ou à Thielle (voir pl. 6, fig. 63-64), situées également à quelques centaines de mètres de là: cependant ces dernières stations sont sur le prolongement des mares de la Maison Rouge, dont nous parlons maintenant, puisque la Thielle, sortant du lac à la Maison Rouge, avant la correction des eaux du Jura, passait ensuite par la plaine d'Epagnier et de Montmirail, etc. Il faut donc admettre que les formes lacustres se sont perpétuées à la Maison Rouge, alors que la vieille Thielle, à Epagnier et Montmirail, était déjà occupée par des formes d'étangs (à 1,68-1,76). Notons d'ailleurs que ces formes de la vieille Thielle d'Epagnier-Montmirail, tout en étant des formes typiques de marais, se trouvent encore actuellement dans les baies très tranquilles du lac, comme à la Tène, à un km. environ de la Maison Rouge.

Pouvons-nous donc, à l'examen de ces données statistiques, trancher l'alternative que nous avons déjà énoncée précédemment à propos de ces stations: hérédité d'une race spéciale aux lacs, ou sélection par l'ancien lac des formes les plus contractées des génotypes d'eau stagnante ? Nous ne le croyons pas, ces données pouvant être interprétées à la fois selon ces deux conceptions. Même le fait que 117 exemplaires sur 1.000 sortent des limites de contraction en eaux calmes ne prouve rien par lui-même. En effet, comme nous l'avons déjà vu à propos des mares communiquant avec le lac, il se pourrait que ces formes fussent latentes

dans les populations de marais mais restassent masquées par le jeu des dominances.

En additionnant la courbe des 1.000 exemplaires de ces stations à la courbe des 8.000 exemplaires de marais, on trouve, il est vrai, une courbe asymétrique, ce qui semble indiquer l'intervention d'une cause particulière, donc l'hérédité des formes lacustres. Mais si l'on opère sur un nombre suffisant d'exemplaires, cette asymétrie disparaît. En additionnant nos 1.000 individus de l'ancien lac aux 65.000 exemplaires récoltés dans les marais, le premier millésile se trouve être de 1,4999... et le dernier de 2,03999... Si l'on suppose une symétrie absolue, la moyenne serait ainsi de 1,775 au lieu de 1,78 comme nous l'avons admis: la différence est minime ! De plus, l'exemplaire le plus contracté recueilli à la Maison Rouge est de 1,40 et l'exemplaire le plus allongé trouvé sur notre territoire entier est de 2,19, ce qui n'a rien non plus d'asymétrique.

Il ne nous reste ainsi qu'à compter sur le résultat des élevages pour mettre quelque clarté dans la complexité de ces faits.

§ 9. La courbe totale des individus.

Voici enfin la courbe totale des individus, comprenant 8.000 exemplaires de marais, 8.000 exemplaires lacustres, 1.000 exemplaires des mares communiquantes et 1.000 exemplaires de l'ancien lac:

1,14	*1,17*	*1,20*	*1,23*	*1,26*	*1,29*	*1,32*	*1,35*	*1,38*	*1,41*	*1,44*
3	8	32	65	126	200	302	410	519	642	721

1,47	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1.71*	*1,74*	*1,77*
810	890	913	943	951	975	1024	1098	1182	1268	1228

1,80	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*	*1,98*	*2,01*	*2,04*	*2,07*	*2,10*
1142	909	684	460	251	140	64	26	11	6	3

On constate que cette courbe, sans être proprement binodale, présente une asymétrie nette sur la gauche, due à l'influence des lacs (voir fig. 7). Cette asymétrie ne saurait disparaître si l'on augmente le nombre des individus. Il faudrait pour cela que la moyenne fût de 1,60-1,65 environ, ce qui correspond précisément, comme on peut s'en rendre compte en examinant la courbe générale des stations (§ 3)

à une zone intermédiaire entre les populations lacustres et les populations de marais, c'est-à-dire à un point de faible fréquence des stations elles-mêmes.

Cette asymétrie traduit-elle simplement un phénomène d'ordre phénotypique, c'est-à-dire relatif à des accommodations non-héréditaires au milieu lacustre, ou un phénomène d'ordre héréditaire ? C'est là tout le problème que nous nous sommes posé. La

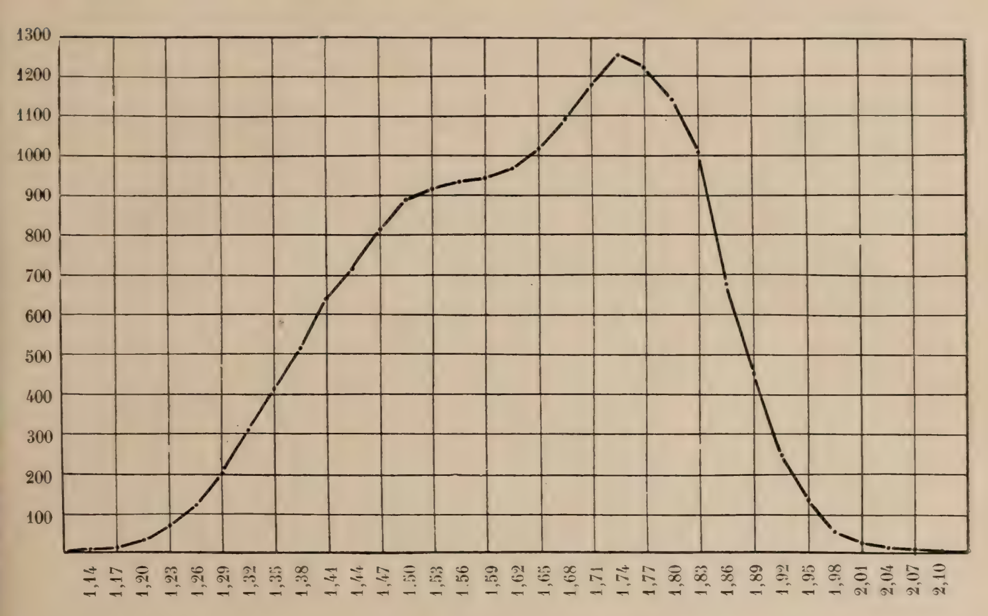


FIG. 7.
La courbe de fréquence de l'ensemble des individus.

statistique sur le terrain se montre donc, à elle seule, impuissante à le résoudre. Quoique nécessaire à titre d'introduction, elle ouvre simplement la voie à l'analyse génétique des produits d'élevage.

§ 10. Les formes fossiles.

Un dernier problème reste à résoudre en ce qui concerne la statistique des Limnées de notre territoire: peut-on, dans les grandes lignes, reconstituer leur histoire à partir de la dernière glaciation ? Il va de soi qu'il ne faut pas songer à retrouver, par

l'étude des dépôts fossilifères, les origines précises des formes lacustres. Sur des millions d'individus qui ont vécu dans nos lacs depuis leur peuplement postglaciaire, on trouve par-ci par-là quelque rare échantillon, plus ou moins entier, enrobé dans des couches dont on ignore le mode exact de formation et l'âge précis. Si les var. *lacustris* et *bodamica* sont apparues par voie de mutation brusque, ce n'est donc certes pas la paléontologie quaternaire qui pourra nous l'apprendre et, même si l'on arrivait à sérier les formes successives de Limnées comme Neumayr a sérié ses Paludines ou Boussac ses Cérithes, nous ne pourrions en conclure avec sécurité par quel procédé évolutif ont pris naissance nos formes critiques.

Cela dit, il est néanmoins essentiel de savoir si les lacs romands ont toujours été peuplés par des formes analogues aux *lacustris* et aux *intermedia* actuelles, ou si à des dates relativement récentes, on trouvait des populations lacustres plus subulées qu'aujourd'hui. Les beaux travaux de J. Favre sur les *Valvata* ont montré en effet que la var. *antiqua*, si caractéristique aujourd'hui de la faune lacustre, n'a pris le pas que très progressivement sur la forme *alpestris* originelle, soit qu'il s'agisse d'une mutation ayant peu à peu supplanté, grâce à la sélection ou aux dominances, les génotypes antérieurs, soit qu'il s'agisse d'une transformation graduelle due à l'action directe du milieu. Un tel résultat, dans le domaine de nos Limnées, serait capital, car il nous montrerait que les formes d'étangs ou de lacs-étangs ont pu vivre dans nos lacs malgré l'action des vagues, avant que des formes mieux adaptées comme les *lacustris* actuelles, aient différencié les phénotypes lacustres des variétés d'eau stagnante.

Malheureusement, les *Limnaea stagnalis* se fossilisent beaucoup moins bien que les *Valvata* et que d'autres espèces de Limnées, tant à cause de leur forme (la spire reste très rarement intacte) qu'à cause du caractère friable du test lui-même, qui est décomposé par les acides dans presque tous les dépôts tourbeux ou argilo-tourbeux, et surtout dans ces dépôts dits de « fumier lacustre » qui sont si fréquents et seraient si instructifs s'ils étaient aptes à conserver les coquilles. Ce n'est donc guère que dans les craies lacustres des grands lacs ou des lacs-étangs que nous trouverons des fossiles mesurables, d'où la pauvreté de la statistique qui va suivre.

Néanmoins, le peu d'exemplaires que nous avons pu nous procurer suffit à nous apprendre beaucoup, car les dépôts étudiés étant presque tous groupés sur des territoires restreints, représentent assez exactement l'évolution dans le temps des Limnées dans les mêmes stations, ce qui est plus instructif que si les stations étaient dispersées et non comparables. Nous connaissons en gros, à cet égard, l'histoire des populations des marais genevois de Sionnet-Rouelbeau, grâce à J. Favre, des stations lacustres successives de la Tène (lac de Neuchâtel), du Loclat (St-Blaise) et du lac de Lussy (Châtel-Saint-Denis).

Pour ce qui est des premières, Favre a bien montré que les formes les plus primitives semblaient être de petites variétés très allongées (v. *vulgaris* et aff. *subula*), datant de la fin du paléolithique (craie lacustre moyenne et supérieure). Nous avons pu mesurer un certain nombre de ces exemplaires, dans la coll. Favre à Genève:

Pallanterie (craie lacustre), 6 exemplaires à 1,89 (de moyenne).

Sionnet (id.), 32 exemplaires à 1,88.

Rouelbeau (id.), 9 exemplaires à 1,85.

La Touvière (id.), 10 exemplaires à 1,82.

Ces individus sont de taille exiguë (26 à 46mm; moyenne 30 à 35mm) et rappellent de près les formes *vulgaris* habitant actuellement les étangs sablonneux de Sion, alimentés par les infiltrations du Rhône ou d'autres eaux de montagne.

Avec le climat néolithique et l'encombrement progressif de ces lacs-étangs par la végétation, Favre a observé une augmentation de la taille et une contraction de la forme, qui tend vers le type et la var. *elophila:*

Vergy (craie supér.) 4 exemplaires à 1,80.

Rouelbeau (tourbe), 17 exemplaires à 1,82.

Sionnet (argile inf.), 7 exemplaires à 1,74.

Ces formes sont de 30 à 66mm de hauteur (moyenne 40 à 55) et se rapprochent, comme on le voit, de la moyenne de l'espèce. Les formes actuelles de Rouelbeau-Sionnet-Chevrier sont, d'autre part, de 1,77 et 1,78, c'est-à-dire très typiques. On constate donc, au total, un passage progressif des formes subulées aux formes normales dans ces stations qui ont consisté, au début, en lacs-étangs à eaux limpides et libres pour se changer peu à peu en marécages encombrés par la végétation.

Quoi qu'il en soit de cette évolution, qui peut s'expliquer simple-

ment par la transformation du substrat des stations (transformation qui résulte elle-même des changements de climats si bien mis en lumière par Favre), l'intérêt des formes subulées primitives vient de ce que, loin d'être spéciales à la faune non-lacustre, elles se sont également répandues sur les rives du Léman et cela sans doute dès leur apparition dans le pays. En effet, Favre, qui n'a pas trouvé la *stagnalis* dans les lacs-étangs avant l'époque boréale (fin du paléolithique) signale dans la vase crayeuse des Hauts-Monts (dépôt datant « de l'extrême fin du paléolithique », voir p. 402) une forme subulée du plus haut intérêt pour nous.

Cette forme des Hauts-Monts, représentée par 150 exemplaires plus ou moins cassés de la coll. Favre, nous a donné une moyenne de 1,87 (pour les quelques exemplaires encore mesurables), donc identique à celle des exemplaires de Sionnet, etc. Il s'agit d'exemplaires exigus (22 à 33^{mm}) que Favre considère comme sublittoraux. Cela est possible, étant donnée cette taille, mais non nécessaire, puisque les formes *arenaria*, également subulées ne dépassent pas cette hauteur et que les formes du Val-de-Travers, dont nous allons parler, présentent le même caractère. Mais, sublittoraux ou non, les individus ont vécu dans le lac, qui dès cette époque a donc été peuplé de *stagnalis* analogues à celles de marais et de formes qui ont survécu jusqu'à aujourd'hui dans la faune de 10 à 30 m. Il y a là un premier résultat essentiel, que nous complèterons d'ailleurs dans un instant en constatant l'existence, vers la fin du néolithique, de formes subulées indubitablement littorales.

Nous ne savons malheureusement pas si, à la fin du paléolithique, les formes *lacustris* existaient oui ou non. On ne peut prouver, en effet, la non-existence d'un phénomène. Mais ce que permet l'étude des *Valvata*, des *Planorbis* et des *Pisidium*, c'est cette observation capitale, résultat le plus important, à notre sens, des belles analyses de Favre, que les faunes des différents milieux aquatiques de l'époque boréale « montrent une uniformité étonnante qui contraste singulièrement avec leur diversité actuelle. Que ce soient les sédiments anciens du Léman situés au-dessus de son niveau actuel, ou ceux de la vase ancienne du lac de Joux, à 1.000 m. d'altitude, ils contiennent une faune extrêmement voisine de celle qui vient d'être citée pour la craie lacustre des étangs-marais » (p. 414). En particulier, les *Valvata*, aujourd'hui spécialisées suivant les

milieux (*antiqua* pour les lacs, *alpestris* pour les lacs-étangs du Jura et *pulchella* pour les marais) n'étaient représentées au paléolithique que par la forme *alpestris-minor* uniformément répandue dans toutes les conditions.

L'étude des *Limnaea stagnalis* fossiles du lac de Lussy et du canton de Neuchâtel conduit à des conclusions analogues. Les individus que nous avons pu trouver dans la craie lacustre du lac de Lussy sont des *subula* (1,90-1,93), alors que la population actuelle est de 1,81. De même, le lac-étang, qui occupait autrefois le Val-de-Travers, a laissé des dépôts de craie lacustre à Noiraigue constituant le seul gisement fossilifère connu que nous puissions considérer, dans le canton de Neuchâtel, comme entièrement indépendant de la faune des grands lacs sub-jurassiens. Or, les exemplaires de ce dépôt, récoltés par M. A. Jeannet, nous ont fourni une moyenne de 1,87. Ils sont de petite taille (22 à 33^{mm}) et sont dès lors comparables en tout aux formes les plus anciennes des marais de Rouelbeau ainsi qu'aux formes subulées du Léman (Hauts-Monts: cf. les mêmes limites de taille et la même moyenne!). Ils ont été récoltés avec des *Valvata alpestris*, des *Limnaea patula* et des *Planorbis carinatus-turgidus*, exactement comme dans les dépôts genevois.

Si nous passons de là aux formes du Loclat de St-Blaise, le phénomène est le même, mais devient plus intéressant pour nous puisque le Loclat est sans aucun doute le reste d'une baie du lac de Neuchâtel. Il n'est en effet séparé du lac que par une plaine de un kilomètre, où la tourbe, entrecoupée de couches de limon argileux, repose sans doute sur une nappe de craie lacustre analogue à celle dont nous reparlerons à propos de la Tène. En outre, les rochers qui bordent la route cantonale, entre le lac et le Loclat, portent la trace de l'action des vagues. Or, le Loclat est actuellement habité par une forme *producta* de grande taille et de 1,82 de moyenne (donc plus allongée que le type de l'espèce). Cette forme n'est autre chose qu'un descendant direct de la forme subulée originelle que nous venons de décrire au Val-de-Travers et dans les stations genevoises. En effet, nous avons pu explorer, entre le Loclat et Souaillon, deux dépôts fossilifères superposés, le plus ancien formé de craie lacustre et le plus récent à la limite inférieure de la tourbe. Le dépôt ancien, qui était peut-être en communication avec l'ancienne baie du lac de Neuchâtel, nous a fourni des exemplaires dont la taille moyenne est de 38,6^{mm} et dont l'indice de contraction est

de 1,86. C'est donc la forme de Rouelbeau, etc. Le dépôt plus récent contient des coquilles de 45^{mm} de hauteur moyenne et de 1,84 de contraction[1]. Donc, au Loclat comme à Rouelbeau, la taille a augmenté avec le temps et la coquille s'est rapprochée du type. De plus, la forme originelle est une variété subulée.

Cette forme allongée habitait-elle le lac ? C'est ici que les dépôts de la Tène nous donnent une réponse décisive: nous avons, en effet, trouvé dans un banc de craie lacustre situé au-dessous de la célèbre station préhistorique, plus d'une centaine de *stagnalis* subulées, incontestablement littorales, et constituant une population telle que l'on n'en rencontre plus sur les rives de nos lacs romands.

Il convient tout d'abord de décrire les dépôts observés. Le lac de Neuchâtel, au lieu de s'incurver en une baie à la Tène, comme c'est le cas aujourd'hui, s'étendait, au moment de la formation du dépôt de craie lacustre dont nous allons parler, jusqu'à Thielle et Champion, donc jusqu'au Jolimont. Le rivage de la Tène était donc formé par la colline de Marin-Préfargier-Epagnier, sorte de cap que venaient battre les vagues. La grève de Préfargier constituait ainsi, par rapport à la baie de Thielle-Champion ce qui est aujourd'hui le rivage des Saars par rapport à la baie de St-Blaise: très exposée au vent d'ouest et un peu à la bise. Dans ces conditions, un premier dépôt (dépôt I) s'est formé un peu en retrait du cordon littoral lui-même[2]: C'est une grande nappe de craie lacustre, qui affleure à la Tène et à Préfargier, qu'on retrouve sous Epagnier (au pied sud du talus de la « Directe », sur l'emplacement des anciennes fouilles) et jusqu'à Thielle-Champion (sous un banc de sable et de gravier, au fond des canaux venant de Witzwil). On en retrouve aussi des traces sous Marin et très vraisemblablement ce banc était en communication avec la craie lacustre la plus profonde de la plaine du Loclat.

Directement au-dessus de cette nappe, on trouve le banc de tourbe, dans lequel ont été récoltés les objets préhistoriques de la station de la Tène. Cette continuité de la craie lacustre et de la tourbe permet de dater approximativement la craie de la fin du néolithique. Au point de vue malacologique, en tout cas, ce n'est

[1] Voir pl. 6 fig. 68-69.
[2] J'ai pu cependant retrouver ce dépôt I jusqu'au pied de la colline d'Epagnier, au fond d'une canalisation creusée pour amener l'eau au restaurant de la Tène.

pas un dépôt très ancien, car la *Valvata piscinalis* y côtoie des *antiqua* plus ou moins typiques et le *Planorbis carinatus* type tend déjà à supplanter le *turgidus* décrit par Favre. Mais c'est certainement un dépôt lacustre, étant donnée la présence de la *Valvata antiqua*, et ayant appartenu à un rivage exposé aux vagues, comme en témoignent son emplacement et l'abondance des *Limnaea ovata* var. *patula* (c'est-à-dire d'une forme due à l'agitation de l'eau). Enfin, c'est un dépôt ne contenant que des Limnées littorales, car la taille des *stagnalis* y est supérieure à celle de la var. *Bollingeri*.

En second lieu, au-dessus de la tourbe, ou plutôt entre deux couches de tourbe, nous avons trouvé un dépôt de limon argilo-tourbeux (dépôt II), postérieur à l'âge de la Tène (donc datant de l'époque subatlantique de Favre) mais antérieur à la terrasse de 4 m. D'après la taille et la forme des *stagnalis*, ce dépôt est vraisemblablement du même âge que la couche à 1,84 du Loclat, mais nous ne sommes évidemment plus sur une grève exposée, étant donné l'envahissement du rivage par la tourbe. On trouve, il est vrai, un ou deux exemplaires de *Valvata antiqua*, ce qui indique la présence du lac, mais les *piscinalis* et même *alpestris* prédominent. En outre, il y a là de grandes *Limnaea auricularia* et surtout de très beaux exemplaires de *palustris* var. *corvus*, qui n'ont pu vivre en eaux agitées. Il s'agit donc probablement, au total, d'un dépôt formé dans une anse tranquille, si ce n'est dans un étang en communication directe et continue avec la nappe lacustre.

En troisième lieu, nous appellerons dépôt III ou terrasse de 4 m. un ancien cordon littoral, dont le sommet est situé à environ 4 m. au-dessus du niveau actuel du lac et à plus d'un mètre au-dessus du niveau d'avant la correction des eaux du Jura. Il s'agit de ce banc de galets et de sable qui s'étend de la Tène au pont du chemin de fer tout le long du bois d'Epagnier, et qu'on retrouve de l'autre côté de la Thielle, à la Maison Rouge. La Maison Rouge est-elle même bâtie sur cette terrasse, dont on exploite le sable à quelques mètres de là, en un chantier qui a mis à nu un excellent dépôt fossilifère. Près de la Tène, ce cordon est également exploité et nous avons pu trouver, en place et à côté des Limnées subfossiles, des fragments roulés de briques romaines: la terrasse de 4 m. est donc un reste de la crue la plus forte du lac, qui ait été observée durant la période historique, et qui a sans doute résulté du fameux éboulement d'Aarwangen au Ve siècle de notre ère.

Enfin, nous avons trouvé quelques petits dépôts lacustres sous Epagnier et sous Marin, ainsi qu'à Thielle (dans les canaux venant de Witzwil). Ces sables crayeux sont situés à un niveau inférieur à celui de la terrasse de 4 m. Mais comme ils sont peuplés de *Valvata antiqua*, typiques et abondantes, nous pouvons les considérer comme plus récents. Nous les désignerons sous le nom de dépôt IV.

Cela établi, il est très frappant de constater que le phénotype de la plus ancienne de ces stations lacustres, celui du dépôt I, est une petite variété subulée de 1,89 de moyenne (et de 24 à 38^{mm} de hauteur). J'ai pu récolter une centaine de ces Limnées (voir pl. 6 fig. 32-35) dont la moitié entièrement intactes et les autres assez conservées pour se prêter à une mesure approximative. C'est donc plus qu'il n'en faut pour établir qu'il s'agit de formes très élancées, d'allongement supérieur même à la moyenne des exemplaires fossiles non-lacustres, et sensiblement identique à celui des exemplaires épipaléolithiques des Hauts-Monts. La forme est celle des *Bollingeri* actuelles, mais la taille bien supérieure, ce qui exclut l'hypothèse d'une formation sub-littorale. Le galbe est analogue à celui des petits exemplaires d'Aproz (mares des bords du Rhône valaisan). Enfin, le constant mélange de ces formes avec les *palustris* cf. *flavida* et *ovata-patula*, etc., montre assez qu'il s'agit bien d'une forme lacustre. On ne voit d'ailleurs pas comment la craie lacustre aurait pu se déposer dans ces stations de Préfargier-la Tène, ailleurs que dans le lac, puisque le banc est encore recouvert en partie par les eaux et qu'aucune éminence ne le sépare de la nappe lacustre. Les exemplaires les plus nombreux ont été recueillis près du môle actuel de Préfargier et devaient ainsi vivre de Préfargier à Epagnier[1] et sans doute à Thielle, dans tout cet ancien golfe comparable à la baie actuelle de St-Blaise. Or, les formes de Monruz à St-Blaise s'étagent entre 1,35 et 1,55, alors que le type fossile de Préfargier est de 1,89 !

Dans le dépôt II, les choses changent un peu. On trouve encore quelques *vulgaris-subula* (en particulier un petit exemplaire à 2,06), mais la forme prédominante est une grande variété (jusqu'à 56^{mm} de hauteur) assez allongée, de 1,84-1,86 de moyenne, qui dérive évidemment des *vulgaris* et qui est très comparable aux formes fossiles du Loclat (var. *producta*). Il n'y a encore ni formes *lacustris* ni formes *intermedia-turgida*, ce qui ne prouve nullement, cela va

[1] Un ou deux beaux ex. à 1,88-1,90 dans la craie lacustre d'Epagnier.

de soi, qu'elles n'existaient pas ailleurs à cette époque. Mais il est curieux de ne pas trouver d'*intermedia* dans ces stations, puisqu'elles étaient sans doute marécageuses (avec *palustris-corvus*).

Le dépôt III, qui date donc d'après les Romains, marque une évolution considérable par rapport aux stations précédentes. La grande nouveauté, c'est l'apparition de la var. *lacustris*. Je l'ai récoltée derrière la Tène (dans une gravière de la terrasse: un exemplaire à 1,48 voisinant avec un exemplaire subulé à 1,96), et surtout à la Maison Rouge. Cette dernière station est d'un grand intérêt. On n'y trouve, en effet, pas moins de trois formes réunies, représentées par de beaux exemplaires intacts enrobés dans le sable entre les galets de la terrasse de 4 m. La première (60 exemplaires mesurables) est une *lacustris* de 1,37 de moyenne, analogue à celles qui vivent actuellement à l'extrémité de la Pointe de Préfargier (à 2-3 km. de là). La seconde (10 exemplaires) est une grande *intermedia* identique aux formes actuelles de la Maison Rouge et de Witzwil (1,62 de moyenne). La troisième, enfin (18 exemplaires) est la *vulgaris-subula*, identique à celle des dépôts précédents et qui a disparu actuellement de la région, au moins à titre de phénotype indépendant (moyenne 1,87, c'est-à-dire encore presqu'aussi allongée que la forme néolithique de la Tène).

Dans les dépôts que l'on peut, avec plus ou moins d'arbitraire, réunir sous le chiffre IV, on retrouve ces trois mêmes formes diversement représentées. Sous un canal à Thielle, nous avons trouvé dans du sable et parmi des galets lacustres, deux exemplaires subulés à 1,88 et 1,97 (avec *Valvata antiqua*). A Epagnier (mêmes conditions) un exemplaire à 1,90 voisinant avec une *lacustris* à 1,45 environ. A Epagnier, également, dans du sable crayeux (avec *Valv. antiqua*) cinq gros individus à 1,65 environ *intermedia* cf. *turgida*). Enfin, à Marin (sable crayeux) des spécimens à 1,40 et 1,56.

Rappelons maintenant qu'aujourd'hui, à part le Loclat (moyenne 1,82), il n'existe plus sur tout ce territoire de St-Blaise-Marin-Préfargier-La Tène-Epagnier-Maison Rouge, que des formes *intermedia* ou *lacustris* s'étageant entre 1,37 et 1,66. Une seule station rappelle les formes allongées d'autrefois: celle de 1,72, qui est constituée par le marais situé entre le môle de la Tène et la Thielle. On trouve là des formes *elophila-turgida* (pl. 5, fig. 69-70), très éloignées il est vrai des formes *vulgaris-subula* néolithiques et

des formes *producta* préhistoriques, mais qui, lorsqu'elles croissent en de petites mares momentanément isolées de la nappe lacustre, donnent des individus qui atteignent jusque vers 2,00 (mais dont la moyenne ne dépasse pas 1,72). Or, chose très curieuse et qui nous paraît avoir la plus grande portée au point de vue de l'hérédité de ces formes, cette variété toute contractée qu'elle soit par rapport aux *producta* préhistoriques, présente en aquarium un génotype comparable à celui des *producta* du Loclat (race I. Voir pl. 5, fig. 1-2). Autrement dit, certains de ces exemplaires *elophila* (je ne puis rien affirmer naturellement pour l'ensemble) sont des *producta* présentant une morphose *elophila*. On se demandera immédiatement pourquoi, dès lors, les *producta-subula* des périodes néolithiques et préhistoriques n'ont pas produit plus tôt des morphoses adaptées à des milieux aussi exposés que ceux qu'habite l'*ovata-patula* ou aussi marécageux que les stations à *palustris-corvus*. Assurément nous n'en savons rien et n'en saurons jamais rien, mais, si l'on peut se permettre une hypothèse séduisante, il semble que nous sommes ici en présence d'un cas où la race a acquis (par mutation, sous l'influence du milieu, ou de toute autre manière), non pas un caractère nouveau au point de vue de la morphologie statique, mais une plasticité nouvelle. En effet, même si nous nous plaçons dans l'attitude strictement mutationniste et antilamarckienne, un génotype ne saurait être caractérisé par sa forme et sa couleur seules, mais encore et je dirais surtout, par les morphoses qu'il est susceptible de produire. Ainsi, en des conditions d'agitation identiques, un génotype A parviendra par exemple à donner des phénotypes *lacustris* alors que le génotype B, qui est de même morphologie, en sera incapable. Cette plasticité est un caractère comme un autre, qui apparaît comme un autre par mutation, influence du milieu ou ce qu'on voudra. Il se pourrait donc que les *subula* originelles, à supposer que les *elophila* à 1,72 de la Tène descendent d'elles, aient acquis ceci de nouveau qu'elles produisent des morphoses *elophila* quand il y a lieu, alors qu'elles n'en étaient pas capables autrefois.

D'autres explications sont naturellement possibles, parmi lesquelles la plus simple consiste à admettre que le génotype *subula* n'est plus pur dans ces stations, mais dominé par d'autres, et que nous l'avons épuré involontairement en aquarium. Mais retenons cependant la première hypothèse: elle nous rendra dans la suite les

plus grands services en ce qui concerne les formes *intermedia* de la Maison Rouge, après élimination des explications courantes.

Voici, pour faciliter les conclusions, une courbe de l'ensemble des individus fossiles que nous avons pu mesurer, soit 360 exemplaires (130 exemplaires non-lacustres, 125 exemplaires lacustres antérieurs aux Romains (A) et 105 exemplaires lacustres des Romains au Moyen-Age (B):

	126	*129*	*132*	*135*	*138*	*141*	*144*	*147*	*150*	*153*
Non-lacustres . . .										
Lacustres A										
Lacustres B	1	4	11	14	17	10	5	1	0	2

	156	*159*	*162*	*165*	*168*	*171*	*174*	*177*	*180*	*183*
Non-lacustres . . .			1	3	4	6	7	10	18	19
Lacustres A				1	1	0	2	6	12	18
Lacustres B	3	4	3	1	0	2	2	2	2	3

	186	*189*	*192*	*195*	*198*	*201*	*204*	*207*	*201*
Non-lacustres	16	15	13	9	4	2	2	1	
Lacustres A.	22	20	17	10	6	5	3	1	1
Lacustres B	4	5	4	4	1				

Nous constatons donc: 1° que les formes lacustres les plus anciennement connues sont non seulement aussi allongées, mais même un peu plus allongées en moyenne que les formes non-lacustres d'alors; 2° que ces formes lacustres subulées ont persisté jusqu'au Moyen-Age, au moins dans le lac de Neuchâtel, à côté de formes *lacustris* et *intermedia* à phénotypes caractérisés par deux modes distincts. Aujourd'hui on trouve bien de temps en temps un exemplaire très allongé sur les littoraux lacustres, mais c'est à titre d'individus-limites, centrés autour des modes de 1,66-1,72, tandis qu'au V[e] siècle encore on trouve un phénotype de 1,87 de moyenne et de mode. Ce type n'a d'ailleurs pas disparu de la région, puisqu'il a persisté au Loclat, en se contractant légèrement.

D'importantes constatations se dégagent de ces courbes. La première est que les formes subulées peuvent vivre dans un grand lac, tout au moins dans des golfes abrités, comme l'ancienne baie de S[t]-Blaise (qui a donné naissance au Loclat), et même relativement exposés comme l'ancien littoral de Préfargier à Epagnier (avant la formation de la terrasse de 4 m.). Il semble ainsi que les formes

contractées ne résultent pas, avec une nécessité mécanique, pour ainsi dire, du milieu lacustre, mais favorisent simplement l'adaptation à la vie lacustre. Assurément nous ne savons pas si, au néolithique, les formes *lacustris* ou *intermedia* n'habitaient pas les littoraux très exposés, ceux précisément où l'agitation de l'eau rendait impossible le dépôt de la craie lacustre et la fossilisation des coquilles. Mais cette apparition ancienne de la var. *lacustris* est peu probable, pour des raisons d'analogie. D'une part, les *Valvata antiqua* (adaptation des *piscinalis* à la vie lacustre) ont attendu le néolithique, d'après Favre, pour succéder aux *alpestris* qui habitaient le Léman durant tout le paléolithique. On a donc là l'exemple d'une adaptation ou d'une morphose d'accommodation qui ne s'est formée que très insensiblement, dans tous les grands lacs de Suisse et de Bavière à la fois, au lieu de se constituer dès les débuts du peuplement. D'autre part, comme nous le verrons au prochain paragraphe, de nombreux grands lacs en sont encore au stade des *stagnalis-subula* ou *producta* (Danemark et Italie), sans trace de *lacustris*, ce qui semble correspondre à l'état du lac de Neuchâtel durant la période néolithique.

Mais, que la var. *lacustris* ait existé ou non au temps des *subula* de la Tène, la conclusion est la même : ni le milieu lacustre comme tel, ni la sélection résultant de la concurrence des Limnées entre elles (concurrence bien improbable, nous le verrons dans la suite), ni cette conquête pacifique qui s'opère par le moyen des hybridations et des dominances éventuelles, n'ont réussi à éliminer du littoral de St-Blaise-Préfargier-Thielle la var. *vulgaris-subula*, alors qu'aujourd'hui ce phénotype a disparu du milieu lacustre tout entier, à l'exception naturellement de la faune sublittorale. Une telle constatation est évidemment de la plus grande importance au point de vue des théories de l'évolution : elle nous fait pressentir cette conclusion que, si les var. *lacustris-bodamica* sont sans doute indispensables à la propagation de l'espèce sur les littoraux très exposés, elles ne constituent en rien le résultat immédiat et automatique du milieu lacustre.

Seconde conclusion : les formes subulées néolithiques sont non seulement aussi allongées que les formes fossiles non-lacustres, mais même en moyenne plus allongées ! Il faut bien se rappeler à cet égard que, si nous ne savons rien des formes qui vivaient éventuellement sur les littoraux très exposés de ces époques, nous ne savons

rien non plus des races ayant habité les petits étangs, les marécages, bref tout ce qui ne constituait pas une nappe suffisamment étendue pour permettre le dépôt de la craie lacustre. Aussi faut-il se garder de considérer les formes de Rouelbeau, du Val-de-Travers, etc. comme ayant seules représenté l'espèce dans le pays. Il est très probable que les premières formes apparues après le retrait des glaces ont été de petites races allongées, analogues à celles de la plaine du Rhône actuelle, en Valais, mais il a pu se constituer très tôt des formes *turgida*, *elophila*, etc., dans des marais qui n'ont laissé aucune trace au point de vue des coquilles fossiles. Tout ce qu'on peut dire, par conséquent, c'est que les formes subulées, néolithiques de la Tène sont en moyenne plus allongées que les formes des étangs-marais de cette époque ou même antérieures. Or, à lui seul, ce fait est d'un vif intérêt, par comparaison avec ce qu'on cherche aujourd'hui dans certains lacs étrangers.

En effet, on trouve en Italie, en France, au Danemark et ailleurs, des lacs de dimensions comparables à celles des lacs suisses, qui sont habités par des formes *subula*, variables quant à la taille, mais très analogues aux formes de la Tène. De plus, on se souvient de notre conclusion (§ 5), suivant laquelle les phénotypes propres aux lacs-étangs (lac de Joux, des Rousses, de Silan, Weissensee, Loclat, etc.) sont plus allongés en moyenne que le type de l'espèce (1,82-1,86). Il est donc permis d'affirmer, sans grand risque de se tromper, que dans les lacs peu agités ou les golfes peu exposés des grands lacs, il existe une forme non seulement plus subulée que la forme propre aux endroits très ventés, ce qui va de soi, mais encore plus subulée en moyenne que le type propre aux eaux strictement immobiles. Il y a donc là un paradoxe plein d'intérêt. Si l'on pouvait mesurer l'agitation de l'eau et en porter les degrés sur l'abscisse d'un système de coordonnées, et si l'on portait en ordonnée les indices de contractions partant de 1,30 pour s'élever jusqu'à 1,90, on verrait que la courbe de ces stations, courbe qui partirait donc (abscisse 0) de l'ordonnée 1,78 (type de l'espèce), au lieu de descendre insensiblement à 1,30 au fur et à mesure que s'accroît l'agitation de l'eau, commencerait par monter de 1,78 à 1,85 ou 1,86, pour ne redescendre qu'après seulement, c'est-à-dire passé un certain seuil critique d'agitation.

Ce paradoxe n'est pas une vue de l'esprit. Nous décrirons (prochain paragraphe) des faits observés dans les lacs de Zoug et des

Quatre-Cantons, qui nous paraissent en confirmer la réalité. Notons seulement que nous ne concevons naturellement pas la relation de l'agitation de l'eau et de la contraction de la coquille comme une relation purement mécanique, telle que celle de la température avec l'élasticité d'un corps, le point critique d'inversion étant ainsi l'expression d'un changement d'état qui résulte nécessairement des facteurs extérieurs. Il s'agit bien plutôt de deux solutions successives essayées par l'espèce, et dont la première, qui est sans doute la plus simple, cède le terrain à la seconde lorsqu'il y a échec. A cet égard, le paradoxe dont nous parlons n'est pas unique en son genre. Favre nous en a donné un très bel exemple en retraçant l'histoire de l'adaptation des *Valvata piscinalis* au milieu lacustre du Léman: l'*alpestris* des débuts, avant de donner naissance à l'*antiqua* actuelle (turriculée) a commencé par produire des formes *pulchella* (plates) qui en constituent l'exact antagoniste, et qui, comme nos *stagnalis-subula*, sont précisément des formes limites d'eau stagnante [1] ! Bref, il semble que, plongée dans le milieu lacustre, toute espèce riche en possibilités de variation commence par se dissocier, essayant d'une solution extrême, puis de la solution inverse, jusqu'à adaptation précise. Ce langage ne préjuge naturellement en rien du mode d'explication à trouver: les mutationnistes préformistes y pourront voir une disjonction des caractères avec sélection ultérieure, et les lamarckiens épigénétistes une emprise progressive du milieu. En ce qui concerne nos Limnées, il est en tout cas certain que les mouvements nécessités par le substrat ne sont pas les mêmes dans les stations d'agitation légère et d'agitation intense: dans les premières la présence de plantes aquatiques peut donner lieu à une gymnastique continuelle qui a pour effet d'allonger la coquille, tandis que dans les secondes le substrat caillouteux exige une reptation constante et une adhérence suffisante aux supports. Cela dit en ce qui concerne les accommodations individuelles et sans parler pour l'instant des adaptations héréditaires.

Enfin, troisième conclusion. Les *subula* de Préfargier-la Tène sont de la même race, selon toute vraisemblance, que les *producta* du Loclat, puisqu'on trouve dans la craie lacustre ancienne du Loclat des formes très analogues à celles de Préfargier, situées à 2-3 km. de là.

[1] Favre, *l. c.*, p. 418.

Ces *producta* constituent actuellement, comme nous le verrons, une race subulée héréditaire (voir pl. 3, fig. 1-10). D'autre part, les *elophila-intermedia* actuelles de la Tène (1,66-1,72) appartiennent, comme nous le verrons également par l'élevage, à la même race (voir pl. 5, fig. 1-2). Il semble donc, puisqu'on ne trouve pas d'*elophila* dans les dépôts néolithiques, pourtant très riches, de la Tène, que cette morphose soit nouvelle. La race *subula* aurait ainsi acquis, depuis le néolithique, non pas un caractère statique nouveau, mais la possibilité de donner lieu à une morphose nouvelle. C'est là une pure hypothèse, mais qui est à examiner: à côté de l'hérédité des caractères, il nous faudra tenir compte, dorénavant, de la possibilité d'une hérédité de la plasticité. C'est peut-être à cela qu'est due l'apparition des *lacustris-intermedia* dans beaucoup de lacs qui ne présentent aucune forme de ce type à l'état fossile. Nous verrons, par exemple, tout à l'heure, que les lacs de Zoug et des Quatre-Cantons ne contiennent aucune forme *lacustris* ou *intermedia*, quoique le type de l'espèce paraisse mal adapté à ces milieux, qu'il habite cependant sur tel ou tel point. Pourquoi donc ne donne-t-il pas naissance, dans ce cas, à des morphoses (non-héréditaires) simulant la var. *lacustris* ? Il existe, en effet, aux environs de Neuchâtel, des races qui reviennent au type, ou peu s'en faut, en aquarium, et qui produisent des accommodations *lacustris* dans le lac. Seulement, même si la race de Neuchâtel et la race de Zoug étaient analogues en aquarium, elles pourraient différer quant à leur plasticité dans la nature. C'est pourquoi notre hypothèse est importante, bien que cette éventualité complique terriblement les choses.

On peut enfin se demander pourquoi la forme *subula* a disparu du lac de Neuchâtel, du moins en tant que phénotype indépendant caractérisé par une moyenne et un mode ? Par une élimination graduelle due au milieu, par croisement avec d'autres races qui l'ont « dominée » (au sens mendélien du terme) ou enfin parce que ses descendants donnent actuellement des morphoses *turgida*, *intermedia*, etc. ? Les deux dernières solutions sont également vraisemblables. La première l'est moins. Mais dans les trois cas on peut, semble-t-il, conclure que les formes *lacustris-intermedia* sont mieux adaptées au milieu lacustre et qu'elles finissent, quoique très lentement et très progressivement (voir dépôts III et IV du lac de Neuchâtel) par l'emporter sur les formes allongées.

§ 11. Les formes non-lacustres étrangères a la Suisse romande.

Avant de poursuivre notre analyse, il convient encore de nous livrer à un double travail de contrôle et de comparaison, en étudiant, dans la mesure de nos moyens, les Limnées étrangères à notre territoire. Il s'agit, tout d'abord, de vérifier si la dispersion du type *stagnalis*, en eaux calmes, est la même à l'étranger qu'en Suisse romande, de manière à nous assurer si la moyenne et le premier millésile n'ont pas été forcés. Il s'agit, en second lieu, de rechercher si l'on trouve, ailleurs que sur notre territoire, des formes analogues à celles de l'ancien lac de Neuchâtel, et dans quelles conditions. Il s'agit, enfin et surtout, de comparer les variétés de nos lacs avec celles des autres lacs de Suisse et des lacs étudiés, à l'étranger,au point de vue qui nous occupe.

En ce qui concerne la dispersion en eaux stagnantes, nous sommes parvenu, grâce à des échanges et surtout en mesurant les exemplaires déposés dans les Musées, à dresser une courbe de 2.350 exemplaires. Ont été examinées les collections du British Museum à Londres, du Museum d'Histoire naturelle de Paris (et en particulier la collection Locard), du Musée royal d'histoire naturelle à Bruxelles (collections Colbeau, van den Brœck, etc.), de l'Institut de zoologie van Beneden à l'Université de Liège, du Museum de Bâle (en particulier la coll. G. Bollinger), du Museum de Genève (coll. Bourguignat et coll. générale), des Musées de Lausanne (coll. J. de Charpentier), Berne (coll. Shuttleworth) et Neuchâtel (coll. P. Godet). Nous avons pu, en outre, nous procurer des Limnées allemandes en grand nombre grâce à M. D. Geyer, des Limnées scandinaves grâce à M. Schlesch et des formes hongroises grâce à M. Rotarides.

Un tel matériel est loin d'être parfait, mais étant donnée la bibliographie abondante concernant la systématique des Limnées, il est suffisant pour notre but. En effet, les collections de Musées ont cet avantage de porter sur un grand nombre de stations représentées chacune par peu d'exemplaires. En outre, les collectionneurs ont tendance à choisir les individus qui leur paraissent typiques et qui sont en fait la plupart du temps des extrêmes. Dans ces conditions, le nombre de 2.350 exemplaires que nous avons pu atteindre représente une dispersion considérable et permet, en

particulier, une étude suffisante des extrêmes. L'inconvénient, par contre, est de rendre vain tout calcul de l'écart-étalon, les individus extrêmes prédominant évidemment sur les individus moyens. Mais la moyenne reste, en principe, exacte, puisque les écarts dans un sens sont compensés par les écarts dans l'autre sens à supposer que le nombre des individus soit suffisant.

Notons, en outre, que sur ces 2.350 individus, il se trouve 900 exemplaires belges, 500 exemplaires français et 250 exemplaires anglais. Les 700 exemplaires restant proviennent des pays suivants: Allemagne, Autriche, Hongrie, Italie, Yougoslavie (en particulier la Dalmatie), Roumanie, Grèce, Turquie, Lithuanie, Pologne, Danemark, Suède, Finlande, Laponie, Russie, Sibérie, Cachemire, Mongolie, Asie Mineure, Syrie, Arménie, Haut-Euphrate, et enfin, quelques exemplaires américains (Colombie britannique, Canada, Michigan, etc.).

Voici la courbe obtenue sur ces 2.350 exemplaires:

1,41	*1,44*	*1,47*	*1,50*	*1,53*	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*
1	1	2	5	1	25	56	79	109	157

1,71	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*2,95*	*1,98*
216	268	299	276	238	201	149	90	66	43

2,01	*2,04*	*2,07*	*2,10*	*2,13*	*2,16*	*2,19*	*2,22*	*2,25*	*2,28*
26	9	6	3	2	1	1	0	1	1

Nous avons exclu de cette statistique tous les individus dûment étiquetés comme étant de provenance lacustre ou circa-lacustre (comme les individus des petits lacs des environs de Borås, en Suède, dont nous reparlerons). Mais, comme, dans le doute, nous avons compté dans cette courbe tous les individus non étiquetés avec une précision suffisante, il se peut fort bien que les individus les plus contractés de cet ensemble aient été influencés par le milieu lacustre.

Cela dit, et malgré l'inévitable imprécision des renseignements obtenus, il est très réjouissant de constater que, dans les grandes lignes, le résultat de cette statistique concorde avec celui des mesures opérées en Suisse romande. En ce qui concerne la moyenne, tout d'abord, elle s'est trouvée de 1,7909, ce qui est pratiquement identique à 1,782 (moyenne des 8.000 exemplaires romands). Notons à cet égard de légères variations d'une collection à l'autre:

900 exemplaires belges ont donné 1,804; 500 exemplaires français 1,763; 250 exemplaires anglais 1,79, etc. Nous ne nous trompons guère, par conséquent, en adoptant le nombre de 1,78 comme représentant la moyenne des indices de contraction en eaux stagnantes.

Quant aux extrêmes, la seule différence entre ces populations étrangères et les populations romandes réside dans le nombre des individus subulés. Sur 65.000 individus récoltés en Suisse romande, nous n'avons trouvé, en effet, qu'une quarantaine d'exemplaires à 2,04 et au-dessus, les plus allongés étant de 2,10-2,13 et même (un exemplaire) de 2,19. Or, sur nos 2.350 exemplaires étrangers, il s'en est trouvé un à 2,29 (Dalmatie), un à 2,25 (France, dans l'Ain), un à 2,20 (Dalmatie), un à 2,16 (France: Isère), deux à 2,15 (Italie et Dalmatie) et trois à 2,10-2,12 (Dalmatie, Italie et France). Mais un tel fait n'est pas de nature à modifier nos conclusions. Nous doutons fort, en effet, qu'il existe une race proprement dite de plus de 2,00 de moyenne. Il s'agit sans doute ici de malformations subscalaires ou de phénomènes d'hyper-croissance plus que de races stables. L'exemplaire de 2,25 de l'Ain, par exemple, a été récolté avec des individus variant entre 1,76 et 2,01, ce qui est très normal. La fréquence relative des *subulata* dalmates (les *raphidia* de Bourguignat) pourrait, il est vrai, faire croire à l'existence d'une race très allongée, spéciale à cette région. Mais, même si c'était le cas, cela n'entraînerait nullement l'existence, pour des raisons de symétrie, d'une race contractée propre aux eaux stagnantes: les vrais symétriques de cette race subulée hypothétique, si symétrie il y a, seraient les formes de lacs décrites un peu partout.

Passons aux extrêmes inférieurs. Les deux individus les plus contractés (1,42 et 1,44) sont deux grands spécimens (41,2 et 43,6^{mm} de hauteur) du British Museum, dus à Sowerby, étiquetés *turgida*, mais sans indication de localité. Leur test est épais, roulé et semblable en tout à celui des individus habitant les rives semi-exposées des lacs suisses ou suédois. Aussi, nous paraît-il très probable qu'il s'agit de formes produites par le milieu lacustre. En l'absence d'indications précises, nous les avons cependant comptés ici, mais on ne saurait en tirer d'argument certain en faveur de l'existence de formes *intermedia* dans les eaux indépendantes du milieu lacustre. A part ces deux exemplaires, nous avons vu sept exemplaires de 1,52 et au-dessous. L'un de ces spécimens (1,52) a été récolté en Suède

(avec un exemplaire à 1,53) et est normal. Nous en devons un second, de 1,50, à M. Rotarides, qui l'a récolté à Matyiviz (environs de Szeged, Hongrie), avec des formes de 1,64 à 1,89 (moyenne de la station: 1,68) [1]. Un troisième à 1,52, vient des étangs d'Ixelles (près Bruxelles) et a été récolté par Colbeau avec des formes de 1,63-1,91. Un quatrième est le type de la var. *borealis*, dans la coll. Bourguignat et provient de Varsovie: exemplaire unique et normal de 1,51. Quant aux trois autres, ce sont des malformations, de 1,48, 1,49 et 1,50, recueillies à Nevers (France) et dont les caractères *gibbosa*, *ampliata* et *apertura dejecta* montrent assez qu'il s'agit d'individus déformés par un séjour prolongé dans la vase. Sauf l'extrémité du dernier tour de spire, donc le bord actuel de l'ouverture, ce sont des individus normaux, simplement un peu trapus par défaut de croissance (27-33^{mm} de hauteur).

Nous pouvons donc éliminer ces trois derniers exemplaires et conclure, en comptant les deux exemplaires sans localité, que le millésile inférieur de cette courbe est de 1,4999 (il n'y a que deux exemplaires normaux en-dessous de 1,50 sur 2.350 individus). On constate que ce premier millésile est précisément celui de nos Limnées romandes d'eau stagnante, si l'on compte parmi elles les exemplaires des étangs de la Maison Rouge. Mais, répétons-le, tout semble indiquer que les exemplaires à 1,42 et 1,44 de notre présente courbe sont de provenance lacustre. D'autre part, les extrêmes prédominent sûrement sur les individus moyens, dans les collections que nous avons étudiées. Il est donc parfaitement légitime d'admettre, comme nous l'avons fait précédemment, que la limite inférieure de contraction en eaux stagnantes est de 1,52999... Dans tous les cas cette limite ne saurait être située au-dessous de 1,4999..., c'est-à-dire que toute population de moyenne inférieure à 1,50 peut être à coup sûr considérée comme influencée par le milieu lacustre. Ce résultat, produit de la convergence des indications de nos 66.000 exemplaires romands et de nos 2.350 exemplaires étrangers, sera capital pour nous dans la suite. Nous verrons, en effet, que les descendants de *bodamica* donnent en aquarium une moyenne de 1,43 !

Passons maintenant à l'examen des stations. Il importe pour nous, en effet, de savoir si les stations d'eau stagnante ont bien pour

[1] Dans un ancien bras de la Tisza, donc dans un marécage à roseaux.

limites extrêmes les moyennes de 1,65 et 1,90, et cela à deux points de vue. D'une part, cela nous permettra d'interpréter avec plus de sécurité le résultat des élevages. D'autre part, cela pourra peut-être nous aider à préciser la signification des stations de l'ancien lac de Neuchâtel. Malheureusement, les collectionneurs ont rarement l'esprit biologique, et l'on ne peut nullement être sûr que les 10 ou 15 exemplaires réunis sous une même étiquette (lorsqu'il y en a autant, ce qui est rare) constituent vraiment tout ce que l'observateur a trouvé dans la station qu'il a explorée. Néanmoins, tentons une expérience. Considérons, par convention, comme caractérisant une station, tout groupe de cinq exemplaires au moins contenus dans la même boîte ou le même tube, et faisons la statistique de ces stations supposées. Si les écarts entre la courbe ainsi obtenue et la courbe des stations romandes ne sont pas trop considérables, ce sera une confirmation précieuse. En effet, si les collectionneurs n'ont pas ramassé tout ce qu'ils trouvaient, ils ne se sont en tout cas pas arrangé pour confirmer d'avance ce que nous avons vu en Suisse à cet égard. Voici la liste des 91 stations obtenues de cette manière [1]:

Angleterre 1,71; 1,78; 1,81; 1,80; 1,81.

France 1,66; 1,68; 1,72; 1,73; 1,70; 1,78; 1,78; 1,74; 1,73; 1,76; 1,79; 1,73; 1,76; 1,81; 1,82; 1,76; 1,85; 1,80; 1,92; 1,90; 1,79; 1,85.

Belgique 1,95; 1,65; 1,72; 1,77; 1,86; 1,78; 1,79; 1,85; 1,82; 1,82; 1,78; 1,73; 1,76; 1,81; 1,82; 1,81; 1,83; 1,78; 1,70; 1,86; 1,68.

Allemagne et Danemark 1,82; 1,63; 1,65; 1,80; 1,79; 1,77; 1,81; 1,70; 1,80; 1,84 et 1,84.

Autriche, Hongrie et Lichtenstein 1,88; 1,72; 1,68; 1,90; 1,89; 1,79; 1,83.

Suisse orientale 1,75; 1,75; 1,73; 1,82; 1,77; 1,74; 1,77; 1,70; 1,79.

Italie et Tessin 1,87; 1,74; 1,83; 1,82; 1,97.

Turquie 1,72; 1,79; 1,70; 1,75.

Russie 1,84; 1,87; 1,86; 1,79.

Nouvelle-Hollande 1,72.

La courbe de fréquence de ces 91 stations est la suivante:

	1,62	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,81*	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*
91 stations étrang. .	1	3	8	11	11	18	17	9	7	3	1	2
209 stations romandes	0	7	17	28	37	44	35	26	12	3	0	0

[1] Les stations les plus sûres sont celles de Belgique, d'Angleterre et de Suisse orientale, représentées par un grand nombre d'exemplaires.

On voit que cette courbe concorde remarquablement avec celle des stations romandes. La seule différence est que la dispersion est légèrement plus accentuée dans la direction des extrêmes. Ce fait est-il dû au peu d'exemplaires sur lesquels a porté la moyenne de chaque station ou à d'autres causes ? En ce qui concerne les extrêmes subulés, tout d'abord, nous avons trouvé trois stations, l'une à 1,90 et les autres à 1,95 et 1,97, qui dépassent les limites de nos stations stagnantes de Suisse romande. La station à 1,95 est celle d'Oostduinkerke (littoral belge), station originale de la var. *arenaria* de Colbeau. Il s'agit donc d'une très petite race, de 20 à 24^{mm} de hauteur en moyenne, vivant dans de petites flaques des dunes de sable. En de telles conditions, cette forme ne saurait constituer autre chose qu'une morphose analogue à la forme à 1,94 de l'embouchure de l'Aubonne (stations en communications avec le Léman), à la forme de 1,92 de Witzwil ou encore à certaines formes d'aquarium c'est-à-dire qu'il s'agit d'une formation propre aux milieux trop exigus pour permettre un développement normal de la coquille. Quant à la forme de 1,90, ce sont cinq individus minuscules (16 à 23^{mm}) trouvés dans l'Allier à Vichy et constituant une morphose exactement analogue aux précédentes. La station à 1,97 enfin, est représentée par cinq exemplaires trouvés « sur la plage », à Viareggio (littoral toscan). Il s'agit donc toujours d'une *arenaria*, mais un peu plus grande de taille ($29\text{-}33^{mm}$). Seulement, que tirer de cinq exemplaires ?

Les stations à phénotypes les plus contractés posent, par contre, un problème intéressant, puisqu'il s'agit ici de la limite entre les formes d'eau stagnante et les formes lacustres ou circalacustres. Nous avons trouvé, à cet égard, quatre stations de 1,66 et au-dessous :

Montbrizon (Loire) : 1,66 (coll. Locard).

Forges-lez-Chimay (Belgique) : 1,65.

Marienholz près Flensburg (Schleswig) : 1,65.

Carlsruhe : 1,63.

Les trois premières stations sont représentées par 32 individus présentant, ensemble, la dispersion suivante :

1,53	*1,86*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*
2	3	6	4	6	4	5	2

Ces individus sont bien centrés autour du médian de 1,65 et l'on peut ainsi considérer une telle moyenne comme correspondant à un

phénotype naturel, analogue aux formes de 1,65-1,67 que nous avons considérées comme les phénotypes les plus contractés des stations non-lacustres de la Suisse romande. Ce résultat est précieux, car il existe dans la coll. Locard des *turgida* élevées en aquarium, et qui proviennent très vraisemblablement des *turgida* de Montbrizon (Locard habitait Lyon, c'est-à-dire non loin de Montbrizon) et nous verrons qu'on peut tirer d'utiles indications de cet élevage qui a duré trois générations.

Il reste la station de 1,63 de Carlsruhe. Il s'agit de 15 exemplaires déposés dans les collections du Musée de Neuchâtel et dont la dispersion est la suivante:

1,53	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*
4	1	2	2	0	2	2	1	1

Il y a donc ici deux interprétations possibles. Ou bien il s'agit d'un mélange de formes dont l'une serait analogue à celles de l'ancien lac de Neuchâtel, ce qui indiquerait que celles-ci (moyenne 1,59-1,61) appartiennent encore au domaine des phénotypes normaux d'eau stagnante, ou bien il s'agit d'une station analogue aux précédentes (moyenne 1,65-1,66), mais représentée par trop peu d'individus pour donner lieu à une répartition régulière. Gardons-nous de spéculer sur ces données incomplètes et prenons acte, simplement, de cette double éventualité, dont nous tiendrons compte en interprétant, définitivement, après avoir vu le résultat des élevages, nos formes des étangs de la Maison Rouge et de la Directe (ancien lac de Neuchâtel).

Passons maintenant à l'examen des phénotypes « intermédiaires » (entre les formes lacustres et les formes typiques) que nous avons pu nous procurer ou étudier dans les collections étrangères. Le problème est donc de savoir si l'on trouve ailleurs qu'en Suisse romande des formes analogues aux formes des mares communiquant avec nos lacs ou aux formes de l'ancien lac de Neuchâtel, et dans quelles conditions. Voici la liste des localités que nous avons pu déterminer avec quelque précision comme hébergeant de telles formes (nous ne comptons ici que les stations non-lacustres et les lacs-étangs):

1. Certains petits lacs-étangs danois, comme le lac Langsø à Silkeborg (Jutland), qui est de l'ordre de grandeur du Lac de Joux.

Isager et Nielsen [1] ont figuré (fig. 1*a*) un spécimen de cette station.

2. En Finlande, on trouve de nombreuses formes analogues, (v. *borealis* Bgt.) dont le type a été figuré par Nordenskjöld et Nylander [2] sous le nom de var. B (la fig. de Clessin, t. I, p. 365, fig. 218 ne nous paraît pas s'appliquer à une *borealis* typique; aussi ne sommes-nous pas fixés sur la station de Vegesack, près Hambourg, indiquée par cet auteur). Nous avons mesuré au British Museum trois exemplaires de Finlande: 1,53; 1,60 et 1,63 (sans indication précise de localité).

3. En Suède, le phénomène est le même. J'ai mesuré deux exemplaires du British Museum, à 1,52 et 1,53, sans indication de localité. Je les ai donc comptés, avec ceux de Finlande, dans la courbe des individus non-lacustres, mais peut-être ont-ils été récoltés près d'un lac. Quoi qu'il en soit, je dois à l'obligeance de M. Schlesch 11 exemplaires récoltés ensemble près de Borås (Suède, province de Göteborg). L'étiquette porte Viskau, ce qui est le nom de la rivière passant par Borås, rivière qui se renfle en plusieurs petits lacs [3], ce qui rend le cas analogue à celui du Langsø à Silkeborg (Danemark). Ces 11 exemplaires présentent une moyenne de 1,52 et oscillent entre 1,41 et 1,63 (voir pl. 6 fig. 48). Ils sont donc identiques aux formes les plus contractées de la Maison Rouge, dans les mares laissées par l'ancien lac de Neuchâtel.

Nous n'avons malheureusement pu obtenir aucun renseignement précis concernant ces quelques stations. Il faudrait, d'ailleurs, pour interpréter de tels faits avec certitude, se livrer à une statistique détaillée sur le terrain, analogue à celle que nous avons pu obtenir à propos des populations habitant le voisinage de nos lacs romands. Mais, en l'absence de documents suffisants, il est permis néanmoins de remarquer que ces formes peuvent toutes avoir été influencées par des variétés propres au milieu lacustre. Pour ce qui est du Langsø, il s'agit assurément d'un simple lac-étang de grandes dimensions, mais ses eaux proviennent, par l'intermédiaire d'un canal, du Julsø, et par là du Knüdsø et du Mossø, trois lacs proprement dits, dont le plus grand est un peu plus étendu que le lac de

[1] *Bløddyr fra Ry-og Silkeborgegnen*, in *Flora & Fauna*, Aarhus, 1923.
[2] *Finnland Moll.*, p. 51, pl. 3, fig. 41B.
[3] Ces lacs, de l'ordre de grandeur du lac de Sempach environ (4 à 8 km. de long sur 2-3 de large) sont situés à 80 km. environ du lac Vettern.

Morat, et qui contiennent des formes *lacustris* plus ou moins typiques. En ce qui concerne la Suède, d'autre part, les nombreux grands lacs du pays sont habités, comme ceux de Suisse, par les var. *lacustris* et même *bodamica*. La station de Borås est voisine de lacs de l'ordre de grandeur des lacs de Sempach et de Morat, et la forme de la Viskau est ainsi en communication possible avec des milieux proprement lacustres. La Finlande, enfin, est par excellence le pays des lacs. La var. *lacustris* y est représentée et il est extrêmement probable que les nombreuses formes *borealis* qu'on y a signalées sont ainsi, comme en Suisse, en relation avec des variétés lacustres plus contractées.

§ 12. Les formes lacustres étrangères a la Suisse romande.

L'examen des formes « intermédiaires » de l'étranger ne semble donc pas contredire nos conclusions relatives à la Suisse romande. Voyons maintenant ce qui en est des lacs. Sur ce point, la comparaison avec d'autres territoires que le nôtre ne se bornera pas à confirmer les résultats antérieurs: elle nous apprendra du nouveau et, jointe à l'examen des Limnées fossiles auquel nous nous sommes livrés au paragraphe précédent, elle nous permettra de poser dans toute son ampleur le problème de l'hérédité des adaptations lacustres. Le fait capital que révèle la comparaison des lacs d'Europe et d'Amérique, c'est que la var. *lacustris*, tout en étant spéciale aux lacs, et tout en étant représentée un peu partout, dans les grands lacs, n'est pas la seule forme possible d'adaptation au milieu lacustre. En effet, les formes plus allongées que le type, et même les formes subulées, qui, sur notre territoire, n'habitent que les lacs-étangs ou les petits lacs, comme les lacs de Joux, des Rousses, le Loclat, etc., constituent la forme prédominante d'un certain nombre de lacs étrangers, dans des stations d'agitation relative. Un tel fait mérite une analyse soigneuse. Il est d'autant moins dû au hasard que, vers la fin du néolithique encore, ces formes subulées prédominaient dans le lac de Neuchâtel. D'autre part, M. J. Favre a établi que les *Valvata alpestris*, qui seules existaient au paléolithique, ont d'abord évolué dans nos lacs suivant deux directions exactement divergentes (*antiqua* et *depressa*), avant que la var. *antiqua* devienne la forme lacustre typique. Il se pourrait donc que les formes *subula* et *lacustris*

constituassent, quoiqu'antagonistes, les deux solutions successives qu'a adoptées la *Limnæa stagnalis* dans son adaptation aux milieux lacustres, la seconde l'ayant emporté dans certaines conditions et la première ayant persisté dans certaines autres conditions qu'il s'agit maintenant d'analyser.

Procédons, à cet égard, par voie concentrique, en commençant par les lacs de Suisse alémanique pour finir par l'Amérique: cela consistera d'ailleurs, pour nous tout au moins, à procéder du connu à l'inconnu ou au demi-connu.

Il n'y a guère que six lacs, en Suisse allemande, qui puissent être comparés par leur étendue à nos quatre lacs romands: ceux de Thoune et de Brienz, des Quatre-Cantons, de Zoug, de Zurich et de Constance (Bodan). Le Bodan seul est de l'ordre de grandeur du Léman et du lac de Neuchâtel, les autres sont de surface analogue ou un peu supérieure à celle des lacs de Bienne et de Morat (les lacs de Zurich et des Quatre-Cantons sont nettement plus grands, mais le premier est très allongé et le second découpé en bassins plus ou moins isolés, au point de vue des vagues et des courants, et constituant chacun une sorte de lac). Or, le Bodan seul donne lieu aux mêmes adaptations que les lacs romands: les *bodamica* du Bodan sont aussi contractées que celles du lac de Neuchâtel, qui est, on s'en souvient, celui des lacs romands où le phénomène est le plus accentué. Au contraire, les cinq autres lacs (et *a fortiori* les lacs plus petits, tels que les lacs de Hallwil[1] ou de Sempach) ne présentent aucun phénotype spécial aux milieux « lacustres »: les formes qui les habitent sont normales ou même, sur plusieurs points, plus allongées que le type. Un tel fait mérite un examen minutieux.

I. *Lacs de Thoune et de Brienz.* — Je n'ai pu étudier ces lacs personnellement, mais les quelques exemplaires mesurés dans les Musées m'ont fourni les moyennes de deux stations, l'une de 1,82 à Gwatt (donc supérieure au médian du type) et l'autre de 1,75. Parmi ces exemplaires, se trouvaient des formes assez allongées.

II. *Lac des Quatre-Cantons.* — Ce lac a été étudié par Bourguignat (*Malacol. du lac des Quatre-Cantons*, Paris, Baillère 1862) et par Surbeck.

J'ai pu, de mon côté l'explorer, pas suffisamment pour en donner

[1] J'ai mesuré un ou deux ex. à 1,85 du lac de Hallwil, mais pas suffisamment pour donner une moyenne.

une analyse exhaustive, mais assez pour comparer utilement son cas à celui des lacs romands. D'un mot, on peut dire à cet égard que la *Limnaea stagnalis* n'est pas adaptée au lac des Quatre-Cantons: loin d'être répandue sur toutes les rives avec la fréquence qu'elle présente dans le lac de Neuchâtel ou même dans le Léman, elle est rare et ne réussit à vivre qu'au fond de quelques baies, à Fluelen, à Bergischwil et à Küssnacht. Près de Lucerne, par exemple, où l'on trouve sur des rives semi-exposées (direction de Weggis) des *Valvata antiqua* et des *Limnaea ovata* var. *patula*, je n'ai pu découvrir la *stagnalis*. En corrélation avec cette rareté, on ne trouve dans le lac des Quatre-Cantons, aucune forme « lacustre » de l'espèce, mais seulement le type ou des formes allongées. A Fluelen, le type semble prédominer: moyenne 1,77. Il y a cependant, dans la coll. Bourguignat un exemplaire à 1,96 provenant de cette localité et mêlée à des formes de 1,75-1,81 (ainsi qu'un exemplaire à 1,67). A Bergischwil, Bourguignat a récolté dans le lac deux spécimens à 1,80 et 1,96. Enfin, à Küssnacht, nous avons observé le fait paradoxal suivant (qui trouvera son analogue au lac de Zoug). Dans un bassin intérieur du port, entièrement soustrait à l'action des vagues, habite une variété à 1,71 de moyenne (sur 40 exemplaires) analogue aux nombreuses formes des marécages non-lacustres. Au contraire, sur les quais mêmes de Küssnacht, parmi les grosses pierres des glacis et les quelques plantes aquatiques ballotées par les vagues, habite une variété de 1,79 de moyenne, donc un peu plus allongée que le type. Nous ne voyons qu'une explication à cela: incapables de se coller aux pierres pour résister aux vagues, comme ferait une *lacustris* suffisamment contractée, ces individus passent leur temps, lorsque l'eau est agitée, à s'accrocher aux algues ou à se faufiler dans les interstices des glacis. Le fait que plusieurs exemplaires ont le bout de la spire cassé (ce qui risque, si le morceau enlevé est trop long, de les faire périr à la suite d'une lésion du foie, ainsi que j'ai pu l'observer bien souvent lors du nettoyage hebdomadaire de mes aquariums) montre assez que l'animal est peu apte à ce genre d'existence. Nous avons donc ici l'ébauche d'une solution inverse à la solution par contraction (*lacustris* et *bodamica*), qui seule assurerait l'adaptation suffisante au milieu lacustre.

III. *Lac de Zoug.* — J'ai pu étudier ce lac en trois points, aux environs d'Immensee, à Cham et entre Zoug et Oberwil (direction de Walchwil). La situation de l'espèce dans ce lac est exactement

comparable à ce qu'elle est au lac des Quatre-Cantons: elle n'est pas adaptée aux milieux exposés aux vagues. Cependant, au total, elle est plus commune dans le lac de Zoug que dans le précédent: les rives marécageuses des environs de Cham constituent, en effet, un terrain excellent pour son développement. Mais dès qu'on passe de là à des rivages caillouteux ou rocheux, les choses changent. Ainsi je n'ai pu découvrir l'espèce à Immensee ni surtout le long de ce cap rocheux situé au nord de cette localité (direction de Cham): sur ces grèves à galets on trouve en grand nombre la *Limnaea patula*, ainsi que des Anodontes, etc., ce qui montre que les conditions physico-chimiques de ces stations (au rebours des conditions mécaniques) n'excluent pas la présence de nombreux mollusques. La *Limnaea stagnalis* y est par contre ou absente, ou très rare, ce qui semble bien indiquer qu'elle n'a pu s'adapter à un tel milieu parce qu'exposé aux vagues.

A Cham, j'ai trouvé une grande forme de 1,67 de moyenne dans les phragmitaies. Ces rives, exposées au fœhn (vent du sud) et peut-être légèrement à la bise (nord-est), sont protégées du vent d'ouest. Elles sont surtout dépourvues de galets et constituent au total un milieu comparable aux stations de Witzwil et du Grand Marais, au bord du lac de Neuchâtel. Mais les populations qui les habitent ne sortent donc en rien des limites de contraction du type de l'espèce: la moyenne de 1,67 est, en effet, celle des stations non-lacustres à phénotypes les plus contractés et je n'ai pu découvrir à Cham de ces exemplaires à 1,40-1,52 qui sont si fréquents à Witzwil, et encore si bien représentés dans les mares de la Maison Rouge, datant de l'ancien lac de Neuchâtel. Par contre, la forme de Cham est analogue à celle des phragmitaies de la Tène (lac de Neuchâtel) et de Cerlier (lac de Bienne). Seulement ces derniers phénotypes appartiennent, comme nous le verrons par l'élevage, à une race allongée, qui donne, dans les phragmitaies lacustres une morphose *turgido-elophila*.

Mais c'est à Zoug même que l'on voit le mieux combien les variétés de ce lac diffèrent des variétés romandes correspondantes. Etant données les dimensions du lac de Zoug, qui sont analogues à celles du lac de Morat, et la nature caillouteuse des grèves de Zoug à Oberwil, ce littoral est assez exactement comparable au littoral de Morat à Faoug. En effet, de même que ces dernières stations sont exposées au vent d'ouest et légèrement au vent du nord-est (à la

bise), de même les stations de Zoug à Oberwil sont très exposées au fœhn (vent du sud qui souffle avec une grande violence sur ces rivages) et au vent d'ouest. Or, les formes de Morat et de Faoug sont des *lacustris* à 1,45 de moyenne, tandis que, chose extraordinaire, on trouve tout le long de la côte, de Zoug à Oberwil, le type même de l'espèce, présentant une moyenne de 1,74, c'est-à-dire inférieure de peu au médian de la courbe des individus non-lacustres (voir pl. 6 fig. 51-52). On trouve même des individus subulés à 1,90 (fig. 52). En outre quelques-uns seulement de ces exemplaires lacustres sont albinos, selon la règle de presque toutes les formes lacustres romandes, les autres étant normalement pigmentés.

Mais voici le plus curieux. On a construit récemment, tout le long de ce littoral, un mur crénelé, en béton, destiné à consolider le rivage et à empêcher les éboulements. Ce mur n'est que de peu supérieur au niveau de l'eau du lac et celle-ci passe par les créneaux, en temps de hautes eaux, et laisse ainsi un cordon de mares entre le mur et le rivage naturel. Comme le mur est tout récent et que le rivage est beaucoup plus élevé que ce mur, les mares en question, quoiqu'isolées du lac par les basses eaux (nous les avons observées durant l'été très sec de 1928) ne peuvent avoir d'autre source de peuplement que le lac lui-même. Ce sont non pas des « mares communiquant avec le lac » au sens où nous avons pris ce terme pour désigner des mares reliées aux lacs par des canaux, mais des mares abandonnées par le lac lors des basses eaux et recouvertes par lui lors des hautes eaux. Or, la *Limnaea stagnalis*, qui présente donc un indice de contraction de 1,74 dans le lac lui-même, est plus contracté dans ces mares que dans le lac et n'atteint dans ce milieu substagnant que le coefficient de 1,68 (calculé sur une centaine d'exemplaires). Il n'y a pas de doute, cependant, que la race ou les races de ces deux populations sont les mêmes, puisqu'il y a échange perpétuel: ce sont donc les phénotypes qui accusent ici un allongement plus grand en eaux agitées qu'en eaux calmes !

Ce paradoxe, identique à celui de Küssnacht, est beaucoup plus curieux dans le cas de Zoug, puisque nous sommes sur un littoral relativement exposé et non au fond d'une baie. Examinons donc les choses de près. Les mares du cordon littoral (derrière le mur crénelé) sont peu profondes, à fond caillouteux (petits galets roulés) et assez encombrées de végétation. Les *stagnalis* qui les habitent sont de taille moyenne (35 à 50^{mm}) et tout à fait comparables à celles

des mares fangeuses non-lacustres (Cointrin 1,67; Orny 1,68; Epagnier 1,68, etc.). Quant au lac, la grève est caillouteuse, mais assez vite profonde; les quais des environs de Zoug sont bordés de glacis analogues à ceux de Küssnacht, et d'un bout à l'autre du rivage se dressent, de proche en proche, les longues tiges des potamots et d'autres plantes aquatiques. J'ai eu la chance de pouvoir observer les Limnées par un calme plat, puis, une heure après, aux prises avec les vagues croissantes, annonciatrices d'un orage amené par le fœhn. Quand l'eau est immobile, les Limnées rampent sur les cailloux, comme des *lacustris*, mais aussi et surtout, grimpent le long des plantes, comme de vulgaires formes d'étangs, pour nager ensuite paisiblement au fil de l'eau. Pour qui est habitué aux lacs romands, il y a là un spectacle extraordinaire et je n'ai jamais vu, pour ma part, de *lacustris*, ni même d'*intermedia* ramper à la surface, ailleurs qu'en aquarium. Dès que l'eau se ride, ces Limnées de Zoug se laissent choir et cherchent un abri. Mais j'en ai vu aussi qui s'accrochaient aux plantes, en entourant de leur pied les tiges flexibles jusqu'à faire de la sole une sorte de tube (cf. p. 468 fig. 12), tout comme les exemplaires des lacs-étangs, au Loclat par exemple, se garantissent contre les vaguelettes dues à un coup de « joran ». Bref, la forme normale de ces individus va de pair avec des habitudes également normales, c'est-à-dire non-lacustres.

Notons enfin que, ici comme à Küssnacht, une telle existence ne va pas sans danger: j'ai recueilli non seulement des coquilles à bout cassé, mais des exemplaires dont cette rupture de l'extrémité de la spire venait de causer la mort [1], et que les vagues rejetaient à demi décomposées sur le rivage. Il est donc évident que nous sommes, en de telles conditions, sur les confins de la zone d'adaptation du type de l'espèce, ce qui nous fait comprendre pourquoi ce type ne se trouve pas aux environs d'Immensee, ni sur les rivages rocheux du lac des Quatre-Cantons. Quant à savoir pourquoi l'espèce n'a pas produit, dans ces lacs, de variations *lacustris* ou *bodamica*, c'est là une toute autre question sur laquelle nous reviendrons après avoir examiné ce que nous savons actuellement des autres lacs d'Europe et d'Amérique.

[1] On sait que le sommet de la spire est occupé par le foie, au milieu duquel d'ailleurs, circule l'intestin.

Voici, pour terminer, une courbe de fréquence établie sur 170 exemplaires des lacs de Zoug et des Quatre-Cantons, en comptant les individus des mares du cordon littoral (qui sont donc les plus contractés) :

1,53	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,71*	*1,74*	*1,77*	*1,80*	*1,83*	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*
1	7	12	13	21	27	26	19	16	12	6	4	3	2	1

On voit qu'aucun de ces exemplaires ne sort des limites du type d'eau stagnante !

IV. *Le lac de Zurich.* — Pour autant que nous avons pu nous renseigner, les formes du lac de Zurich sont analogues aux précédentes, avec en plus la f. *minor* Kob. (cf. *turgida*).

V. *Le Bodan.* — On connaît bien la faune malacologique du Bodan, grâce en particulier aux beaux travaux de M. D. Geyer. Il est cependant utile pour nous de reprendre sur quelques points l'analyse des phénotypes de ce lac, car le Bodan ayant les mêmes dimensions que le Léman et présentant comme lui des rives à substrat molassique, ainsi que des eaux descendant directement du massif alpin, il faut se demander si les limites de contraction sont les mêmes dans les deux lacs. Aussi, avons-nous mesuré près de 300 exemplaires des stations les plus exposées du « Bodensee » et de quelques stations plus abritées de l'« Untersee », grâce à l'amabilité de MM. Geyer et Gams, qui nous ont procuré le matériel nécessaire.

Or, le résultat de ces mesures est que le Bodan, bien que présentant toutes les formes trouvées dans le Léman, contient en outre des populations beaucoup plus contractées et identiques à celles du lac de Neuchâtel (v. *bodamica* Cless.). Voici la courbe obtenue sur 281 exemplaires, comparée à celle du Léman (1.000 exemplaires) :

	1,17	*1,20*	*1,23*	*1,26*	*1,29*	*1,32*	*1,35*	*1,38*	*1,41*	*1,44*	*1,47*
Bodan . . .	1	3	13	33	42	33	23	14	13	11	12
Léman . . .				1	2	8	26	41	74	101	148

	1,50	*1,53*	*1,56*	*1,59*	*1,62*	*1,65*	*1,68*	*1,70*	*1,73*	*1,77*	*1,80*
Bodan . . .	13	9	9	13	8	8	7	6	5	1	1
Léman . . .	158	138	113	63	35	20	14	17	8	8	1

	1,83	*1,86*	*1,89*	*1,92*	*1,95*	*1,98*	*2,01*	*2,04*	*2,07*	*2,10*
Bodan . . .	1	0	1	0	0	1				
Léman . . .	3	4	4	0	3	4	1	1	3	1

Il est évident que l'absence de symétrie de cette courbe du Bodan ne signifie rien, puisqu'il ne s'agit que de 281 exemplaires. Mais l'écart de la limite inférieure avec celle du Léman n'en est que plus intéressant: on peut dire qu'il n'y a guère qu'un exemplaire sur 1.000 qui, au Léman, dépasse la limite inférieure de 1,30, tandis qu'il existe au Bodan des stations entières de 1,30 de moyenne, comme au lac de Neuchâtel (les stations à phénotype le plus contracté sont, au Léman, de 1,37 et de 1,41-1,42).

Ces 281 exemplaires du Bodan ont été récoltés dans les stations suivantes: 1° A Mooslachen, près Wasserburg (non loin de Lindau, en Bavière), grève à galets très exposée: 100 exemplaires à 1,29 de moyenne (cette moyenne dépasse donc d'un degré celle de la station à phénotype le plus contracté du lac de Neuchâtel, c'est-à-dire 1,30); 2° A Wasserburg, autre grève, également pierreuse et très exposée: 1,33 (53 exemplaires); 3° quelques exemplaires allongés à l'embouchure de l'Espach, près Lindau et à Lindau même, entre les deux ponts: exemplaires de 1,57 à 2,00 (on constate ainsi la présence d'une forme subulée, comme on en trouve par-ci par-là dans nos lacs romands); 4° à Horn (Untersee), grève de sable et de galets, avec quelques roseaux épars et assez exposée: 1,45 de moyenne (32 exemplaires); 5° sur la rive de l'île de Reichenau, plage très plate, un peu exposée avec quelques roseaux: 1,50 de moyenne (33 exemplaires); 6° le long de la digue de l'île de Reichenau, phragmitaie peu exposée, à fond vaseux: 1,66 (30 exemplaires).

On constate, par ces quelques indications, que les phénomènes sont exactement les mêmes au Bodan et dans le lac de Neuchâtel: des *bodamica* à 1,29 aux *intermedia-turgida* à 1,66 (cf. Witzwil et la Tène, aux environs de Neuchâtel), on retrouve toutes les formes lacustres habituelles. Pourquoi donc existe-t-il entre le Bodan et le Léman la petite différence signalée à l'instant, qui revient à un dépassement des *lacustris* ordinaires par la *bodamica* proprement dite ? Rappelons-nous que la différence est du même ordre que celle des deux rives du lac de Neuchâtel, la rive nord présentant des *bodamica* mêlées aux autres formes, et la rive sud des *lacustris* uniquement, ne se contractant pas au-dessous de la moyenne de 1,42-1,45. Il se pourrait donc que l'opposition du Bodan et du Léman tînt simplement à l'exposition des rives. Les rives du Léman sont ou bien très protégées par les montagnes (tout le littoral Lausanne-Villeneuve et Villeneuve-Amphion) ou orientées de telle

manière qu'elles ne reçoivent qu'un vent à la fois. Les rives du Bodan, au contraire, sont basses, non bordées de montagnes et le jeu successif des trois vents du nord, de l'ouest et du sud (le fœhn de la vallée du Rhin) les expose constamment aux vagues. Si l'on ne fait pas intervenir les questions de temps, dont nous reparlerons, c'est, croyons-nous, la seule différence notable qui oppose le Bodan au Léman.

VI. *Les lacs bavarois.* — Nous n'avons pu trouver de mention des var. *lacustris* et *bodamica* dans l'Ammersee et le Chiemsee. Haas, par exemple, qui a exploré la rive nord de ce dernier lac ne signale l'espèce que dans les marais communiquant avec la nappe lacustre (forme normale) [1]. Par contre, Geyer signale deux formes intéressantes pour nous, dans le Weissensee [2] et le Starnbergersee (ou Würmsee) [3]. Selon Geyer, la var. *lacustris* habiterait le premier de ces deux lacs, à Füssen. Il s'agit, en réalité, d'une forme peu typique, intermédiaire entre la vraie *lacustris* et la *turgida.* Le fait est néanmoins intéressant à signaler, car si le Weissensee n'est actuellement qu'un très petit lac (de 2 km. de long environ), il constitue le reliquat d'un grand lac, déjà décrit par Weiss.

Quant au Würmsee, il contient une curieuse variété, que Geyer a très justement comparée à la var. *Chantrei* Loc., du lac d'Homs, en Syrie. C'est une forme assez contractée, intermédiaire entre la var. *lacustris* et la var. *turgida*, mais de petite taille, à tours anguleux et à suture très profonde. Une trentaine d'individus que je dois à l'obligeance de M. Geyer [4] m'ont fourni une moyenne de 1,55 et une taille variant entre 23 et 38^{mm} de hauteur. L'individu le plus contracté est de 1,39 (cf. *lacustris*) et le plus allongé de 1,77. M. Geyer a fait lui-même une remarque frappante dont nous avons pu vérifier le bien fondé sur les exemplaires qu'il a bien voulu nous remettre: c'est que les plus gros individus tendent vers la forme *lacustris*, tandis que les plus petits sont les plus élancés. De plus, tous les exemplaires recueillis sur les sables de Bernried à Seeshaupt sont très roulés, plusieurs présentant un intérieur orange. L'ensemble

[1] Arch. f. Molluskenkunde, 1923, p. 44.
[2] Geyer, *Unsere Land- u. Süsswasser-Mollusken*, 2me éd., p. 74.
[3] *Ueber die Mollusken der oberschwäbischen Seen.* Jahresb. des Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg, vol. 81, 1925.
[4] Individus récoltés à Bernried (rive ouest) sur une plaque de sable plate avec roseaux.

de ces caractères donnent à penser qu'il s'agit d'une race vivant entre 3-5 et 10-15 mètres. Les gros individus seraient les plus littoraux et présenteraient pour cette raison la contraction lacustre habituelle. Quant aux petits exemplaires, ils m'apparaissent très voisins de ma var. *Bollingeri*. Ils en ont, en effet, la petite taille (23-25^{mm}) et la spire élancée. Quant à la convexité des tours de spire et à la couleur orange de l'intérieur des coquilles roulées, ce sont justement des caractères que présentent plusieurs des *Bollingeri* que j'ai récoltés sur la grève à Bevaix (lac de Neuchâtel) et qui ont certainement une origine sublittorale.

Le Starnbergersee présente ainsi une gamme de variations assez analogue à celle du lac de Bienne (qui est du même ordre de grandeur), mais la contraction y est un peu moins poussée, sans doute à cause de la prédominance des formes sublittorales.

VII. *Lacs de Savoie et d'Italie.* — Les lacs d'Annecy et du Bourget sont restés, en ce qui concerne l'adaptation de la *Limnaea stagnalis*, dans la même situation que ceux de Zoug et des Quatre-Cantons: l'espèce est rare sur leurs rives, ne vivant que dans les anses tranquilles, à phragmitaies fangeuses. Dans le lac d'Annecy, par exemple nous n'avons trouvé qu'une forme *turgida* dans la Baie de St-Jorioz [1] et n'avons relevé aucun individu sur le promontoire de Duingt ou sur le littoral de Duingt au bout du lac. Quant au lac du Bourget, Bourguignat [2] signale une var. *gallica* (= *turgida* d'après Servain) sur les bas-fonds, couverts de roseaux, du château de Bonfort, jusqu'à St-Innocent. Nous avons, en effet, mesuré deux individus à 1,69 et 1,70, provenant sans doute de ce littoral. Mail il existe aussi dans le lac en question des exemplaires à 1,85 et 1,93, appartenant donc à la var. *producta.*

Quant aux lacs italiens, leur situation est probablement la même. Du moins, nous n'avons pu trouver aucune mention sûre de l'existence en Italie des var. *lacustris* ou *bodamica*. Il est vrai que Westerlund (*Fauna*, V, p. 28) signale la var. *lacustris* en Italie et en France. Pour ce qui est de la France, cette var. n'existe que sur la rive sud du Léman (la var. *helvetica* Serv., des environs de Lyon, et qui est classée par Locard dans le groupe *bodamica*, n'est qu'une *auricularia* ainsi que nous avons pu le constater dans la coll. Locard

[1] Piaget, *Malacologie des environs de Duingt*, Revue Savoisienne, 1913.
[2] Bourguignat, *Malacologie d'Aix-les-Bains*, Paris (Savy) 1864, p. 59.

à Paris). En Italie, par contre, Westerlund paraît faire allusion soit à la forme *Doriana* de Sicile, dont nous reparlerons, soit à certaines formes citées par les auteurs anciens dans les lacs de l'Italie du nord. Mais nous éprouvons quelque doute sur l'identité de ces dernières. Porro [1], par exemple, cite dans le lac de Côme une var. C, *anfractu ultimo rugoso, ad sut. angulato*, qu'il assimile à *L. lacustris* Stud. Mais est-ce une vraie *lacustris*, ou une *intermedia* ? D'autre part, de Betta [2] signale la var. *lacustris* dans les parties basses de la province de Padoue, mais le même problème se pose *a fortiori* dans ce cas.

Jusqu'à plus ample information, nous croyons donc que seules les formes *intermedia-turgida* et le type habitent les lacs italiens. En outre, il faut signaler l'abondance des formes *producta* et même *subula* dans les baies tranquilles de ces lacs. Par exemple, Pollonera [3] mentionne une forme *productissima* à Arona (Lac Majeur), Porro, une var. *spira elongata*, dans le lac de Côme, etc. Nous avons mesuré des individus à 1,92-2,02-2,05 du lac Majeur. Quant au lac de Lugano, l'espèce paraît y être rare et mal adaptée.

Quant aux petits lacs de la péninsule et de Sicile, on a signalé un certain nombre de formes assez contractées, pouvant être rattachées au groupe *intermedia-turgida*. Par exemple, à la sortie du lac Fucin, dans les mêmes conditions qu'à la sortie des lacs de Bienne et de Morat (qui sont du même ordre de grandeur) Paulucci a décrit une var. *fucinensis* ressemblant beaucoup aux formes de Nidau (ancienne Thielle), de Sugiez et de la Maison Rouge et devant présenter une moyenne de 1,60 environ. De même, nous avons mesuré des exemplaires de 1,50-1,60 des lacs de Bolseno et di Piédiluco (Sabina).

Enfin, en Sicile, dans le petit lac de Lentini (qui est toujours de l'ordre de grandeur du lac de Morat), Bourguignat a décrit sa var. *Doriana*. L'exemplaire que nous avons pu mesurer dans sa collection est de 1,44 (hauteur 31,6^{mm}). Cette forme pourrait être attribuée à la var. *lacustris* si toute la population dont elle a fait partie était du même ordre de contraction. Mais il est plus probable qu'il s'agit d'une morphose individuelle de race *intermedia*.

[1] *Malacologia Provincia Comasca*, Milano 1838, p. 96.
[2] *Malacologia Veneta*. Atti dell'Istituto veneto, vol. 15, ser. 3. Venise, 1870.
[3] *Moll. fluv. Piemont*. Boll. Zool. Torino, vol. IV (1889), p. 5.

VIII. *Les lacs du nord de l'Europe.* — Si les variétés *lacustris* et *bodamica* n'existent pas à coup sûr dans les lacs italiens, on trouve par contre au nord de l'Europe toute la gamme des races contractées et cela dans les mêmes conditions qu'en Suisse.

Les formes danoises sont clairement figurées par Isager et Nielsen [1]. Il importe ici de distinguer les lacs du Jutland et ceux du Seeland. Les plus grands de ces derniers n'hébergent que le type et la var. *subulata* West.: par exemple, le Furesø, qui chiffre environ 4 km. de long, est habité par une belle forme allongée rappelant les formes néolithiques de la Tène [2]. De même, en Fionie, le Norresø héberge de telles formes. Par contre, le groupe de lacs situés dans les parties rocheuses du centre du Jutland a vu se constituer les variétés contractées. La var. *lacustris* typique habite le Julsø et le Knud-sø, deux lacs de forme ovalaire dont les rivages sont exposés aux vagues. Les exemplaires figurés par Isager et Nielsen, sous fig. 2 *b* et *c*, sont identiques aux individus du Léman, près de Nyon (1,37-1,42 environ de moyenne) et doivent tenir de la même race. Or, ce sont des exemplaires soumis à l'action des vagues, « Braendingsformer » comme disent ces auteurs. Par contre, le Mossø, qui est un peu plus grand, ne contient qu'une *lacustris* moins typique, un peu plus allongée. Les exemplaires que je dois à l'obligeance de M. H. Schlesch (et qui ont été recueillis par Isager, près d'Alken) rappellent les individus du Léman à Rolle par exemple (1,50 environ). Mais les dépôts de leur test semblent indiquer qu'ils ont vécu en des endroits assez fournis en végétation pour atténuer l'effet des vagues. D'autre part, l'intérieur blanc nacré de la coquille paraît déceler l'albinisme de l'animal et rend ainsi possible l'attribution de ces formes à la race *lacustris* (plus ou moins mêlée d'*intermedia*). Quant aux petits lacs allongés (qui prolongent le Julsø), l'Almindsø et le Langsø, ils ne sont habités que par le type de l'espèce (ou la var. *subulata* dans l'Almindsø) et par des formes *intermedia* (fig. 1, *a* de Isager et Nielsen) évoquant la race de la Maison Rouge (Langsø).

Au total, il semble exister dans les lacs danois des formes oscillant entre les types *lacustris* et *subulata.* En ce qui concerne la Suède, il s'y ajoute naturellement les types *bodamica* qui peuplent les grands

[1] Isager o. Nielsen, *Bløddyr fra Ry- og Silkeborgegnen*, extrait de *Flora og Fauna*, Aahrus, 1923.

[2] Elle est figurée par Steenberg, *Furesøens Mollusk.*, Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter. Part 8, série III, 1, Copenhague, 1917.

lacs. J'ai pu en mesurer quelques exemplaires du lac Wettern et du lac de Hielmaren: il s'agit de formes de 1,30 environ de moyenne, identiques à celles du Bodan ou du lac de Neuchâtel. Ces formes se trouvent, en outre, dans des lacs plus petits, comme le lac Tisaren, qui est de l'ordre de grandeur du lac de Neuchâtel.

En Finlande, enfin, existe aussi une forme *lacustris*, mais nous n'avons pu faire la preuve de la présence des formes *bodamica*. Dans le lac de Suomussalmi, à Kiantajärvi (au nord-est de la Finlande, à environ 65° n.), ONNI SORSAKOSKI a trouvé par exemple une petite forme *lacustris* de 1,43-1,44 environ de moyenne.

IX. *Les lacs du sud-est de l'Europe et de l'Asie occidentale.* — Le lac Balaton, grand lac allongé dont l'une des rives est sablonneuse et couverte de roseaux, et l'autre accidentée, bordée d'anciens volcans, n'a donné lieu à aucune adaptation spéciale de l'espèce. SERVAIN ne signale que le type et la var. *producta*. Les 10 exemplaires que nous avons pu mesurer montrent, en outre, l'existence de formes *turgida* à 1,64-7 (à côté de *producta* à 2,03).

Les lacs de Janina, de Copaïs, de Yénidjé-Vardar (Macédoine) semblent être dans le même cas: à côté de *turgida* à 1,55-1,65 que nous devons à l'obligeance de M. le Dr JOYEUX, on trouve des *producta* à 1,90. Mais une exploration soigneuse sur les rivages pierreux serait naturellement nécessaire avant de conclure à la non-existence des formes lacustres.

Par contre, en Asie-Mineure et en Arménie, on a signalé de nombreuses formes intéressantes par leur contraction. Dans le lac d'Homs, en Syrie, LOCARD [1] a décrit une var. *Chantrei* (et une var. *Homsiana* qui n'en diffère en rien) de petite taille et assez contractée dont la moyenne de contraction est de 1,58-1,60 environ (d'après les exemplaires de la collection BOURGUIGNAT) et les extrêmes 1,44 et 1,70. Il s'agit donc d'une forme de contraction moyenne pouvant être rattachée au groupe *intermedia*. Des formes analogues, mais un peu plus allongées, existent à Césarée de Cappadoce (v. *Caesareana* Bgt.) et à Lagodeschi, près de Tiflis (v. *Lagodeschina* Bgt.), nous ignorons dans quelles conditions (le test de ces formes est solide et de faciès lacustre).

[1] Voir GERMAIN, *Moll. terr. et fluv. de Syrie*, Voyage zoologique Gadeau de Kerville. Paris, 1921.

Enfin, dans le lac Goktschak existe une var. *armenica* (voir Westerlund, *loc. cit.*, p. 28) figurée par Kobelt [1], qui est une *intermedia* tendant vers *lacustris*. La fig. 176 de Kobelt paraît être une *lacustris* vraie.

X. *Les lacs d'Amérique.* — On sait que la *Limnaea stagnalis* existe dans l'Amérique du Nord, où elle a reçu différents noms spéciaux (*L. appressa* Say, par exemple). Or, elle y donne lieu à la même gamme de variations qu'en Europe. Dans le Kootenay Lake, en Colombie britannique (lac très allongé, comparable aux lacs italiens), existe une forme subulée de 1,88 de moyenne. Au lac Watcom, en Californie, existe par contre une *lacustris* typique, dont nous avons mesuré des individus à 1,35-1,43. Enfin, dans certains lacs du Canada vivent des *lacustris-intermedia* à 1,56-1,60 dont nous avons pu voir quelques échantillons, mais sans indications précises de localité.

Conclusion.

Cherchons maintenant à tirer quelque vue d'ensemble de l'examen de l'ensemble de ces lacs. Si l'on distingue les six phénotypes *bodamica* (1,29-1,36 de moyenne), *lacustris* (1,37-1,45), *intermedia* (1,50-1,60), *turgida* (1,65-1,70), *typica* (1,71-1,80) et *producta-subula* (1,81-1,90), on peut dire que ces formes se répartissent comme suit :

I. *Bodamica :* lac de Neuchâtel, Bodan, lacs Wettern, Hielmaren et Tisaren (Suède).

II. *Lacustris :* les mêmes lacs. En outre, le Léman, les lacs de Bienne et de Morat, le Würmsee (Bavière), le Mossø (?), le Julsø et le Knudsø (Danemark), le lac de Suomussalmi (Finlande), le lac Goktschak (?), en Arménie et le lac Watcom (Californie).

III. *Intermedia :* les mêmes lacs, avec, en outre : le Weissensee (*lacustris* ?), le lac de Côme, le lac Fucino (*Fucinensis*), le lac de Lentini, en Sicile, le Langsø (Danemark), le lac d'Homs, en Syrie (v. *Chantrei*, *Homsiana*, etc.) et certains lacs du Canada.

IV. *Turgida :* sans doute dans tous les mêmes lacs, avec en outre : lacs de Zoug, des Quatre-Cantons, de Zurich, d'Annecy, du Bourget, de Bolsena (?), lac Balaton, lac de Janina, lac Copaïs, de Yénissé-Vardar, de Cachemire.

[1] *Rossm. Iconographie*, vol. 8, 1884, pl. 21, fig. 172-173, 176.

V. *Typus:* lacs de Thoune, de Zoug, des Quatre-Cantons, de Zurich, Bodan, lac Copaïs.

VI. *Producta-subula:* lacs du Bourget, de Thoune, de Côme, lac Majeur, lac de Lugano (?), Norresø, Almindsø et Furesø (Danemark), lac Balaton, lac de Cirknitz (Carniole), de Loppio (Tyrol), Kootenay Lake (Californie).

Peut-on maintenant établir quelques règles expliquant la répartition de ces différents phénotypes ? En gros, nous le croyons, mais, indépendamment de la question des races héréditaires, il ne faut pas se dissimuler qu'un grand nombre de facteurs peuvent interférer ici et, par conséquent, enlever tout absolu aux lois statistiques qu'il est possible d'établir. Cherchons à préciser le rôle de ces facteurs.

La surface totale du lac, tout d'abord, joue un rôle indéniable. On constate ainsi que la var. *bodamica* n'habite que les grands lacs la var. *lacustris* étant seule représentée dans les lacs plus petits. Par exemple, la première forme habite le lac de Neuchâtel, alors que les lacs de Bienne et de Morat ne possèdent que la seconde. Les lacs danois ne connaissent que la *lacustris* alors que la Suède a produit des *bodamica*. Le lac de Constance comparé aux lacs bavarois(plus petits) donne lieu à une remarque analogue, etc. Une grande surface lacustre est donc nécessaire pour qu'apparaisse la var. *bodamica*. Mais la réciproque n'est pas vraie, et tout grand lac n'engendre pas de telles formes (par exemple le Léman ou les lacs italiens) pour les raisons que l'on va voir. L'importance de la surface totale vient évidemment de ce qu'un grand lac produit des vagues plus fortes et plus fréquentes. Cependant, il est clair que certaines rives du lac de Bienne, par exemple, qui n'hébergent que des *lacustris*, sont plus exposées que certaines rives neuchâteloises où cependant vit la *bodamica:* c'est donc que ce dernier type, une fois né, envahit peu à peu tous les littoraux sur lesquels il peut l'emporter sur des formes moins contractées que lui.

En second lieu, la forme, la profondeur ou l'orientation des lacs jouent un rôle essentiel. Il semble évident, par exemple, que, si le lac des Quatre-Cantons ignore les types *lacustris* ou même *intermedia*, que connaissent les lacs de Bienne et de Morat, bien que le premier ait une superficie totale très supérieure, c'est que le lac est découpé en bassins irréguliers, dont chacun constitue une sorte de lac séparé, et surtout qui sont tous bordés de montagnes élevées, dispersant les vents en courants d'air locaux au lieu de

les laisser agir sur les eaux à la manière de la bise sur le Léman ou le vent d'ouest sur la rive nord du lac de Neuchâtel. De même, si l'on compare les lacs italiens, qui ne présentent guère de variétés lacustres, aux lacs Léman ou de Neuchâtel, on ne peut s'empêcher d'être frappé par la dentelure de leurs rives, opposée à la forme régulière des grands lacs de Suisse, sans parler des montagnes qui les abritent en les entourant. Nous avons, d'autre part, comparé plusieurs fois le Léman (en partie abrité à l'est, et orienté de manière à ce que ses rives ne sont presque jamais exposées qu'à un vent à la fois) au lac de Neuchâtel et au Bodan, exposés de toute part: or, la var. *bodamica* n'habite pas le Léman. Nous avons déjà comparé également, ce cas à celui des deux rives nord et sud du lac de Neuchâtel, dont l'une, plus abritée, ignore toute *bodamica.* Il reste, enfin, à dire que, outre les lacs dentelés comme les lacs italiens, il existe des lacs très allongés, comme le lac du Bourget, le Kootenay Lake, etc., qui sont propices aux formes *producta.*

Mais rien de tout cela n'est absolu. Le Furesø du Seeland danois, lac ovalaire aussi grand que le Julsø (Jutland) qui est allongé, ne contient que la var. *subula*, alors que l'autre connaît la *lacustris*, etc. Sans parler des influences chimiques possibles, dont nous ignorons tout, il faudrait encore savoir, pour expliquer de telles, exceptions, quelles ont été les premières races apparues dans ces lacs et depuis combien de temps l'espèce s'y multiplie.

Le temps est, à cet égard, le troisième grand facteur à envisager. Pourquoi la *Limnaea stagnalis*, qui a produit d'admirables adaptations lacustres aux deux extrémités de la Suisse (lacs romands et Bodan), n'a-t-elle pas pu s'adapter aux lacs de la Suisse centrale ?, Ce ne semble pas être pour des raisons chimiques ou physiologiques puisque l'espèce habite Zoug, Cham, Kussnacht, Fluelen, etc., et cela en des conditions d'agitation où l'on ne trouve plus que des *intermedia* ou des *lacustris* dans les stations correspondantes de la Suisse romande. Le problème prend une signification dès que l'on compare ces faits avec la situation des littoraux de la Tène, au néolithique et jusqu'au Ve siècle de notre ère: on constate que le lac de Neuchâtel a passé par une époque où les formes allongées étaient seules à lutter contre les vagues et où vraisemblablement, dès lors, elles n'avaient pas conquis toutes les rives, mais restaient localisées, comme aujourd'hui à Zoug ou à Kussnacht, dans les golfes ou sur les grèves moyennement exposées. Il semble donc qu'il

faille un temps très long pour qu'un lac donne naissance à des formes *lacustris* et pour que les formes typiques de l'espèce soient supplantées par les variétés nouvelles. On peut ainsi se demander légitimement si les lacs de la Suisse centrale ne sont pas simplement des lacs à peuplement récent, du point de vue de la *Limnaea stagnalis*. L'hypothèse est d'autant plus vraisemblable qu'ils sont situés au pied même des Alpes et qu'ils ont été recouverts par les glaces ou refroidis par des eaux glaciaires bien plus longtemps que les lacs de Neuchâtel ou de Constance. On peut même aller plus loin et se demander si la différence des formes du Léman et du lac de Neuchâtel ne tiendrait pas aussi en partie au facteur temps. Si le caractère plus abrité de la majeure partie des rives du Léman suffit, croyons-nous, à expliquer la différence de contraction entre les Limnées de ces rives et celles de Neuchâtel, il n'en est pas moins certain que la forme *bodamica* serait mieux adaptée à ces rives que la forme *lacustris*. En particulier, il est curieux que la première de ces formes ne soit pas représentée dans le « Petit lac », c'est-à-dire sur le littoral de Nyon à Coppet, qui présente une exposition maximale aux vents. Un tel fait peut être dû à cette règle, suivant laquelle les phénotypes d'une station donnée dépendent de l'ensemble de la population du lac et pas seulement des conditions de cette station (et cela à cause des migrations, des croisements, du passé des individus, etc.). Mais il se pourrait aussi que la faune du Léman soit plus jeune que la faune neuchâteloise. Non seulement, comme l'a montré Favre, la *Limnaea stagnalis* n'est pas apparue aussi vite que d'autres dans le « Petit lac » et a été longtemps rare, mais encore le Léman, dans son ensemble, a été recouvert plus longtemps par le glacier du Rhône que le lac de Neuchâtel: la dernière avance du glacier a été arrêtée au Mormont (à mi-chemin entre les deux lacs) et, d'après les géologues que nous avons consultés, nos collègues E. Argand, Jeannet et E. Gagnebin, il peut y avoir eu jusqu'à 1000 ans d'écart entre le peuplement des deux nappes lacustres. Si les lacs romands ont 10.000 ans (les estimations varient malheureusement entre 10.000 et 30.000 ans !), cela ferait un écart appréciable.

On voit la complexité du problème et il ne faut pas s'étonner, dès lors, que l'on ait peine à trouver des relations absolues entre la grandeur des lacs et le caractère des Limnées. Bornons-nous donc à formuler quelques conclusions, en guise de première approximation

et que nous retrouverons après l'analyse génétique des produits de nos élevages.

Première conclusion : la var. *bodamica* n'habite que les plus grands lacs, et encore à condition que leurs rives soient suffisamment exposées aux vents, c'est-à-dire non découpées par de trop nombreux caps ni protégées par des montagnes trop proches (lacs de Neuchâtel, de Constance et de Suède).

Deuxième conclusion : la var. *lacustris* n'habite également que de grands lacs, mais moins exposés, en moyenne, ou de superficie inférieure à celle des précédents (Léman, lacs de Bienne, Morat, lacs danois, etc.).

Troisième conclusion : la var. *intermedia* (et formes connexes) peut apparaître dans des lacs ne possédant pas les variétés précédentes. Ces lacs sont en règle générale plus exigus que les derniers (lac d'Homs) ou moins profonds (lac Fucino), plus abrités ou éventuellement plus jeunes.

Quatrième conclusion : les variétés lacustres (*bodamica-intermedia*) n'existent pas dans tous les lacs où l'espèce les utiliserait avec profit pour s'adapter aux milieux exposés. Que ce fait soit, oui ou non, dû à l'influence du temps, il prouve dores et déjà que les types contractés ne résultent ni d'une influence immédiate et automatique du milieu, ni d'une mutation répandue de manière homogène dans toutes les populations.

Cinquième conclusion : le milieu lacustre peut même donner lieu à des variations plus ou moins accentuées en sens inverse de la contraction. Ces formes *producta-subula* préfèrent ces lacs de petite superficie ou de formes dentelées. Mais on en trouve dans les grands lacs réguliers et l'examen des populations fossiles du lac de Neuchâtel démontre qu'elles ont pu précéder l'apparition des formes contractées.

Ces conclusions préparent le terrain pour l'analyse génétique. On ne saurait en tirer, sans plus, aucune théorie explicative. Nous ne savons pas, en particulier, si les formes contractées sont issues des formes typiques ou même des formes allongées. Le fait que les *subula* ont précédé, à la Tène, les *lacustris* ou les *turgida* semblerait indiquer que celles-ci dérivent de celles-là [1]. Mais il y a

[1] Les *turgida-intermedia* de la Tène et de Cerlier appartiennent en tout cas au génotype *subula* (race I).

pu y avoir un simple remplacement sans filiation aucune. Le fait que des *intermedia* peuvent apparaître en l'absence de *lacustris* semblerait indiquer, d'autre part, que l'*intermedia* est un premier stade dans la direction *lacustris-bodamica*. Mais on peut concevoir une évolution procédant, non en ligne droite, mais par oscillations: type → *intermedia* → *producta* → *lacustris*, etc. M. F. Chodat a mis le phénomène en évidence en ce qui concerne certaines mutations de champignons [1]. Un tel balancement n'exclut d'ailleurs nullement, en soi, une vection d'ensemble, donc une orthogénèse quand même.

Il importe maintenant d'élever en aquarium et de soumettre ainsi à des conditions identiques toutes les formes analysées jusqu'ici de marais, de rivières, de lacs et d'étangs communiquant avec les milieux lacustres, pour déterminer jusqu'à quel point ces formes sont héréditaires, c'est-à-dire constituent des génotypes distincts et constants. Alors seulement, le problème de l'adaptation héréditaire de nos Limnées se posera dans toute son ampleur. S'il existe des génotypes *lacustris* et même *bodamica*, faudra-t-il les considérer comme dus à l'action progressive de l'agitation de l'eau des lacs ou sont-ce des mutations apparues sans relation avec le milieu et trouvant dans les lacs un terrain favorable de développement ? L'examen auquel nous venons de soumettre les formes fossiles et les populations propres aux lacs étrangers ne saurait permettre de trancher cette question. Mais il suffit, dès à présent, à démontrer que les formes contractées constituent des adaptations indispensables à la conquête des grands lacs, quoique ne résultant pas nécessairement du contact avec le milieu lacustre.

[1] F. Chodat, *Recherches expérimentales sur la mutation chez les champignons*, Bull. Soc. botan., Genève, 1926 (série 2, vol. 18).

Deuxième Partie.

LES GÉNOTYPES EN AQUARIUM

Tout être vivant présente une forme, produit de la relation organisme × milieu. Peut-on, par l'analyse, faire la part respective de chacun des deux termes de cette relation ? Le milieu agit à chaque instant, directement ou indirectement, sur toutes les parties de l'organisme, et l'organisme réagit à chaque instant sur le milieu tout entier. Aussi toute délimitation entre l'interne et l'externe est-elle artificielle. Ces termes n'existent pas, à l'état isolé: la relation seule est donnée. On a néanmoins, en ce qui concerne l'hérédité, proposé la distinction des morphoses, accommodats ou phénotypes, d'une part (= l'ensemble des caractères non héréditaires dus à l'action actuelle du milieu), et des génotypes, d'autre part (= l'ensemble des caractères dus à l'hérédité de l'organisme lui-même, quelle que soit l'origine première de ces caractères). Nous nous sommes servi jusqu'ici de cette distinction et continuerons à nous en servir. Mais elle a donné lieu à de sérieuses objections, parce que c'est souvent arbitrairement et grâce à de véritables pétitions de principe que l'on classe tel caractère dans les propriétés d'ordre phénotypique ou d'ordre génotypique. Il y a là un danger d'équivoque, qu'il importe maintenant de dissiper, puisque, de l'observation simple nous allons passer à l'expérience.

On oublie trop facilement, en effet, une circonstance essentielle, c'est qu'on ne mesure jamais que des phénotypes: même en laboratoire, l'animal est toujours influencé par son milieu. Mais ces phénotypes peuvent être purs ou impurs, c'est-à-dire appartenir à une seule lignée ou à plusieurs lignées mêlées. Comment donc définir les caractères d'une lignée pure, c'est-à-dire précisément d'un génotype ? Considérons deux groupes de phénotypes purs

A et B et élevons-les concuramment dans les milieux 1, 2, 3, 4, etc. Nous verrons que dans chacun de ces milieux les groupes de phénotypes présentent entre eux des différences: $A_1 \neq B_1$; $A_2 \neq B_2$, etc. C'est en raison de cela même que nous conclurons qu'ils sont de races distinctes. Nous pouvons alors appeler génotypiques ces caractères différentiels, mais à condition d'envisager l'ensemble des phénotypes possibles. Un génotype, ce n'est donc pas un groupe de caractères donnés statiquement, ceux de A_2 par exemple, mais ce qu'il y a de commun à tous les phénotypes purs, de même descendance, et dans toutes les conditions possibles. Pour parler comme les physiciens, ce n'est pas un terme absolu, mais un terme covariant. C'est par abbréviation seulement, que l'on appelle génotypes deux groupes de phénotypes purs, par exemple A_2 et B_2, placés dans un milieu déterminé et qui diffèrent l'un de l'autre dans ce même milieu: il faudrait dire, pour être complet, que ce sont deux phénotypes différant à cause de leurs génotypes. Le génotype lui-même, en effet, ne se voit jamais: on en construit seulement la notion par la comparaison des phénotypes qu'il produit.

On admettra donc, dans la mesure où ce qui précède est exact, que toute Limnée, récoltée dans la nature ou élevée en aquarium, présente une contraction phénotypique (résultant de l'action du milieu sur la croissance de ces individus) et une contraction génotypique (contraction moyenne du génotype pur ou des génotypes mêlés qui résultent de son hérédité). Nous n'avons étudié jusqu'à présent que des phénotypes dus à des milieux très hétérogènes, d'une part, et caractérisant, d'autre part, des populations qui pouvaient être pures ou impures. Passons donc, maintenant, de cette analyse des phénotypes, à celle des génotypes.

Pour ce faire, deux conditions sont nécessaires, mais suffisantes. En premier lieu, il convient de ramener à des milieux identiques tous nos phénotypes. Nous allons donc prélever quelques exemplaires de chacun des types de populations étudiés jusqu'à présent, en cultiver la descendance dans des aquariums de mêmes dimensions et mesurer les différences moyennes d'une population à l'autre. Les types moyens ainsi obtenus seront toujours des phénotypes, puisque leur indice de contraction résultera en partie de leur milieu nouveau, mais ce milieu étant le même pour tous, les différences observées entre ces phénotypes ne pourront être dues qu'à leur génotype. Nous conviendrons donc d'appeler par abbréviation

« génotypes » ces phénotypes élevés en conditions identiques et différant à cause de leurs génotypes. Mais il faudra bien se rappeler que c'est par une sorte d'abus de langage, et que la détermination complète des caractères génotypiques ne pourrait se faire qu'en élevant nos populations dans toutes les conditions possibles successivement. Nous ne l'avons pas essayé et nous sommes limité à un seul milieu de comparaison: l'aquarium à eau immobile. Il ne faudra donc pas oublier que deux populations A et B qui différeront dans un tel milieu seraient peut-être identiques d'aspect dans un second milieu (dans un aquarium à eau agitée, par exemple, ou dans une mare) et que deux populations, A et A′, identiques dans notre milieu, seraient peut-être différentes dans le second. Mais, comme les élevages prennent un temps considérable, nous avons dû nous borner. Les phénotypes que nous avons pu distinguer ainsi sont donc sûrement dus à des génotypes différents et constituent ainsi une première mesure de ces génotypes. Quant aux phénotypes demeurés identiques, ils peuvent être, eux aussi, dus à des génotypes distincts, mais peu importe pour notre sujet. En effet, l'essentiel pour nous est d'élever toutes les populations dans un même milieu immobile, pour voir jusqu'à quel point les formes lacustres contractées conservent leurs caractères en eau stagnante.

En second lieu, il convenait, pour déterminer nos génotypes, de procéder en lignées pures. Pour ce faire, nous avons élevé, non pas une seule, mais cinq générations successives de chaque population, en les épurant progressivement.

Le résultat essentiel de cette double opération a été de mettre en évidence l'existence de deux races (au moins) propres aux milieux lacustres, et correspondant aux phénotypes naturels *lacustris* et *bodamica*. En particulier, nous avons obtenu six générations successives parfaitement constantes de *bodamica*, présentant en aquarium une moyenne de 1,43, donc une contraction plus forte que celle de la plupart des stations du Léman, mesurées en nature ! Bien plus, en croisant ces *bodamica* avec des *producta*, nous avons obtenu une disjonction mendélienne des deux génotypes, ce qui montre assez qu'il s'agit de races véritables.

Il convient donc, pour mettre en valeur un fait aussi inattendu, d'analyser soigneusement les diverses races possibles, différenciables en aquarium, à commencer par les races d'eaux stagnantes et à terminer par les *bodamica*.

§ 13. — Les conditions d'élevage.

Il n'est pas aisé d'élever des animaux en conditions identiques. C'est même, comme nous allons le voir, impossible en fait. Tout au plus peut-on éliminer les principales causes d'hétérogénéité.

Les dimensions des aquariums, tout d'abord, peuvent être constantes. Nous nous sommes servi de bocaux cylindriques de verre, de 17 à 18 cm. de hauteur, de 11 à 12 cm. de diamètre et de 1 ½ litre de contenance. Tous les bocaux ont été placés dans la même pièce et soumis par conséquent aux mêmes variations de température. L'eau dont nous avons usé est une eau de source (l'eau de l'Areuse, canton de Neuchâtel), très calcaire et ayant parcouru quelques kilomètres dans les conduites avant de parvenir à notre robinet. En été seulement, nous avons transporté, par deux reprises, nos élevages au canton de Vaud, au-dessus de Lutry, où l'eau s'est trouvée différente: mais toutes les races ont été soumises à ce même traitement. Quant à la végétation, chaque bocal contient quelques tiges de *Fontinalis*, destinées à entretenir l'oxygénation et toutes prélevées dans un même ruisseau rapide, à St-Blaise, où jamais notre Limnée n'a pu vivre. La quantité des mousses a été maintenue sensiblement identique, d'un bocal à l'autre, mais ici l'arbitraire commence: c'est à vue que nous avons procédé et, d'autre part, il est évident que si le paquet de mousse reste vigoureux dans tel bocal, il s'étiolera peut-être dans tel autre, on ne sait pour quelle raison.

La propreté de l'eau, d'autre part, dépend de la santé des mousses, de l'exposition du bocal à la lumière, du renouvellement de l'eau, de la nourriture, de la quantité des animaux inclus, etc. Rien de tout cela ne peut être constant.

Pour la lumière, j'ai essayé de maintenir un éclairage identique pour tous, mais il est évident qu'avec 60 bocaux, et lorsqu'on est obligé de les disperser autour de sa table de travail, ou même d'en garnir sa bibliothèque en mettant les livres par terre, il peut y avoir des variations d'un bocal à l'autre ! Quant au renouvellement de l'eau, je nettoie en principe tous les aquariums chaque dimanche, mais aussi toutes les fois que l'eau d'un bocal commence à se troubler et à sentir. Ici de nouveau il y a des hétérogénéités possibles.

La nourriture a consisté uniquement en salades. La salade

pommée est le met préféré de l'espèce, en aquarium: une feuille posée sur l'eau est dévorée en quelques jours. Quand je n'ai pu m'en procurer, je me suis servi de chicorée, mais cela ne s'est pas produit souvent. Les jeunes, sortant de l'œuf, commencent par lécher les parois du bocal durant quelques jours, avant de se mettre à la salade. Aussi est-il bon de laisser, pendant la maturation de l'œuf, le bocal sans hôtes, pour que les algues se développent sur le verre.

Tout cela peut à la rigueur se régler. Une grosse question, par contre, c'est la quantité des animaux. S'ils sont trop nombreux, ils se développent mal, mettent un temps très long à croître et restent plus allongés que les individus de même ponte élevés à raison de 5 ou 6 par bocal. Ces exemplaires mal développés sont surtout difficiles à classer dans une race ou l'autre, et altèrent les moyennes. Il faut donc, en principe, n'élever que 10 à 20 individus par bocal. Mais on voit d'ici la difficulté à tenir la balance égale entre tous les aquariums ! C'est là la principale cause, croyons-nous, des variations d'une génération à l'autre que nous constaterons dans la suite. Aussi, faut-il toujours, pour déterminer une race avec sécurité, élever plusieurs générations successives, comme nous avons cherché à le faire.

Mais cela n'est rien encore. Le plus gros obstacle à l'homogénéité des élevages, c'est la durée de vie des Limnées. Comme l'a établi avec précision KÜNKEL [1], la *Limnaea stagnalis* n'est arrivée à pleine maturité, dans son aquarium, qu'à deux ans. Seulement, elle pond à 5-6 mois déjà, est donc adulte sexuellement avant de l'être conchyliologiquement. Cet auteur a même observé que la Limnée doublait de taille entre le moment des premières pontes et la fin de la croissance (ses deux exemplaires sont parvenus à 43 et 47cm).

Il va de soi que nous ne pouvions songer à élever cinq générations successives pendant deux ans chacune. Il eût fallu des locaux... et des assistants. Nos élevages nous ont déjà pris trois ans et, j'ose le dire, le métier n'est pas toujours amusant. Il fallait donc trouver une autre solution.

En réalité, la maturité de la coquille dépend en partie du milieu. Nous avons constaté l'existence, en étudiant les phénotypes en nature, de populations entières qui ne dépassent pas 18 à 29^{mm} de

[1] KÜNKEL, K. *Vermehrung und Lebensdauer der Limnaea stagnalis*, L. Nachrbl. D. Malak. Gesell. Jahrg. 40. 1908, p. 75.

hauteur. C'est le cas des *arenaria* de Colbeau des dunes de Belgique. J'ai récolté et mesuré 150 exemplaires d'une même station (Woodfordbridge, près Londres), dont neuf seulement dépassaient 25^{mm} (et sur ces neuf, deux seulement atteignaient 27^{mm}). Ces exemplaires étaient parfaitement adultes, à sept ou même huit tours de spire (voir pl. 6 fig. 40-41). Or, c'est justement la taille de nos individus d'aquarium au moment où ils se mettent à pondre. Ils ont à ce moment six à sept tours de spire. Si on les laisse vivre, il est clair qu'ils grandiront encore, mais peu. Si on les laisse grandir, il est clair également que leur indice de contraction diminuera de valeur, puisque, près de la maturité, l'ouverture s'évase de plus en plus. Mais, au moment de la ponte, ils ont déjà une forme très reconnaissable, très distincte d'une race à l'autre (comme en témoignent nos planches) et très mesurable.

Par conséquent, nous avons cru légitime d'adopter une convention, la même pour tous les élevages: nous tuons tous les exemplaires d'une génération, dès que la génération suivante sort des premiers boudins d'œufs pondus par la précédente. L'animal est ainsi conservé six mois en moyenne, dans son aquarium. Malheureusement, si rigide que soit la convention, elle crée des inégalités: il arrive que les premiers œufs soient attaqués par les acides d'une eau malpropre, ce qui force à conserver les parents une ou deux semaines de plus, etc. Il est évident, en effet, que si l'on n'attend pas l'éclosion de la génération qui vient, on risque de voir la lignée interrompue par accident [1]. La conclusion est donc toujours la même: il faut multiplier son matériel pour parer aux chances d'erreur.

En fait, nous sommes parvenu à élever plus de 4000 exemplaires. Les races obtenues présentent des constances statistiques frappantes. C'est bien la preuve que la méthode suivie a été suffisamment précise. Mais nous soulignons à dessein toutes ces difficultés, pour rendre le lecteur, qui reprendrait des élevages en mêmes conditions, attentif à l'arbitraire inévitable de certains procédés. En particulier, lorsqu'on sacrifie une génération pour mesurer les coquilles, on se trouve en présence d'adultes (au sens indiqué tout à l'heure) et d'exemplaires avortés ou décidément jeunes. Que faire de ce rebut ? L'éliminer évidemment, mais où est la limite ? Ici l'esprit

[1] Nous avons rapidement adopté la règle suivante: laisser vide le bocal où le frai a été pondu, en mettant les parents ailleurs. Ou bien conserver à part les œufs dans un tube.

de finesse doit suppléer à toute règle fixe, et il intervient inévitablement dans la recherche une équation personnelle dont il faut prendre son parti, en essayant de travailler aussi consciencieusement que possible.

C'est pourquoi nous avons photographié les types de nos races, et c'est surtout pourquoi nous avons déposé au Museum d'histoire naturelle de la Ville de Genève, une collection de ces types, pour que le résultat de ce travail puisse servir à des comparaisons futures. L'étude biométrique et génétique des adaptations conchyliologiques n'en est, en effet, qu'à ses débuts, et un champ indéfini de recherches reste ouvert à cet égard.

§ 14. — Les races I et II.

La première chose à faire, pour déterminer dans quelle mesure les phénotypes lacustres sont héréditaires, consistait évidemment à élever les phénotypes non-lacustres, pour voir ce que donnent leurs génotypes en aquarium. A cet égard, nous avons découvert l'existence de deux races au moins dans les étangs et les marais. La première est celle des formes *producta* du Loclat (à St-Blaise). Elle présente cet intérêt particulier de descendre sans doute en ligne droite des formes néolithiques de la Tène-Préfargier. On peut, en effet, retracer l'histoire, dans la craie lacustre du Loclat, des *producta* actuelles à partir d'une forme *subula* primitive, qui était en continuité directe, lorsque le Loclat était une baie du lac de Neuchâtel, avec les formes identiques qui se sont conservées dans la craie lacustre de Préfargier. Il va de soi, d'ailleurs, qu'il s'agit d'une race très répandue, mais sporadiquement, dans les étangs, et, comme nous le verrons (§ 20), d'une race qui donne même dans certaines stations, des phénotypes *turgida-elophila*.

La seconde race est celle des *stagnalis* normales. Les deux séries que nous avons élevées proviennent d'individus recueillis dans les canaux de Thielle et dans une mare près de Champion. Mais cette race doit se retrouver un peu partout (voir § 19) et c'est évidemment la plus commune dans les marais.

Nous ne décrirons dans ce paragraphe que les séries de cinq générations issues de ces stations, pour renvoyer à plus loin (§§ 19 et 20) les compléments d'information que nous avons pu obtenir

en élevant une ou deux générations issues d'individus d'autres stations.

La race I, qui est sans doute pure dans le Loclat même, comme en témoigne la constance des générations successives obtenues en aquarium, présente, dans nos bocaux, les caractères suivants: L'animal est blanc-grisâtre, presqu'aussi pâle que celui des races lacustres IV et V, mais avec des variations qui oscillent entre le jaune-blanc et le gris proprement dit. La coquille est pâle (et non corné-brun comme celle de la race II), subulée, à spire très régulière, très mince, à suture peu profonde. L'ouverture est petite, plus ou moins oblique, n'atteignant pas la moitié de la hauteur totale.

Nous avons élevé 418 exemplaires de même lignée, qui ont fourni une moyenne générale de 1,89. On voit que ce phénotype est plus allongé que le phénotype en nature (1,82), mais c'est là un phénomène constant en aquarium, et pour toutes les races. Le premier quartile[1] est de *1.84*, le troisième de *1,94*, ce qui fait un écart quartile de 0,1. Quant aux extrêmes, nous pouvons choisir comme limites le premier et le dernier centile (les millésiles n'auraient plus de sens en aquarium, puisque les élevages ne comportent que 300-500 exemplaires). Le premier centile est de *1,719*, ce qui signifie que, sur 418 individus, il n'y a que quatre exemplaires de 1,71 et au-dessous; en fait: 1 exemplaire à 1,66; 2 exemplaires à 1,68 et 1 à 1,71. Le dernier centile est de *2,079*. Nous avons obtenu, en effet: 1 exemplaire à 2,08; 2 exemplaires à 2,09 et 1 à 2.12.

Voici maintenant les fréquences des individus des cinq générations et la courbe de variation totale qui en résulte[2]:

	1,65	*1,70*	*1,65*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*	*2,10*
Première génération .	1	2	7	21	25	24	11	4	2	
Deuxième » .	2	3	13	23	35	14	6	1		
Troisième » .			1	3	4	7	8	6	1	
Quatrième » .			2	17	33	40	19	11	2	
Cinquième » .		1	6	19	27	22	13	8	3	1
Total	3	6	29	83	124	107	57	30	8	1

Les moyennes de ces cinq générations successives sont de 1,87; 1,85; 1,92; 1,90 et 1,89. Il y a donc pratiquement constance de l'indice de contraction, d'une génération à l'autre. On pourrait

[1] On sait que Galton a appelé ainsi la limite entre le premier et le second quarts des individus, ceux-ci une fois ordonnés selon les valeurs envisagées.

[2] Voir pl. 3 fig. 1-10 des échantillons de ces cinq générations et pl. 6 fig. 1-2 des spécimens de la population mère.

croire à un léger allongement, en considérant ces chiffres, mais il ne dépasse pas les limites du hasard, étant donnée l'impossibilité de maintenir identiques les conditions de l'élevage.

Passons à la race II. La première série de cinq générations que nous avons élevée provient d'un canal, à Thielle, vers l'embouchure du canal de Thielle-Champion, et exactement sous l'ancien pont de Thielle (sous la route actuelle). Deux raisons nous ont poussé à étudier ces individus. D'abord c'était une station à 1,69, donc à phénotype contracté (le courant était rapide à cet endroit, à l'époque où nous l'avons exploré), et il pouvait être intéressant de voir si cette contraction correspondait à un phénotype particulier. En second lieu, ce bout de canal est à la conjonction des deux grands canaux du Seeland (Witzwil et Champion), dans lequel nous avons récolté tant d'exemplaires contractés (voir § 4 et pl. 6 fig. 50): il fallait donc voir si la race était normale. Comme on va le voir, c'est le type même de l'espèce que nous avons trouvé là, tel qu'on le retrouve en bien d'autres stations.

Cette race est sensiblement plus foncée que la précédente. L'animal est gris-noir ou jaune-brun. La coquille est, en aquarium, de forme moins allongée que celle de la race I, à spire non effilée, croissant très régulièrement, à suture peu marquée, à ouverture atteignant juste, en moyenne, la moitié de la hauteur totale. La couleur de la coquille est brun-corné, comme celle des *stagnalis* habituelles en nature.

Nous avons obtenu 284 exemplaires de cette lignée, qui présentent ensemble une moyenne de 1,83. Une telle moyenne est donc plus allongée (de + 0,05) que la moyenne des *stagnalis* non-lacustres dans la nature. Le premier quartile est de *1,78* et le troisième de *1,88*, ce qui fait un écart quartile de 0,1, comme pour la race I, mais on voit que tous ces chiffres sont inférieurs aux indices correspondants de la race précédente. Cela reste vrai du premier centile, qui est de *1,665*, et du dernier centile, qui est de *2,039*. Enfin, les générations successives ont fourni des moyennes de 1,80; 1,83; 1,88; 1,81 et 1,85. On voit que la seconde et la cinquième de ces générations entrent dans le domaine de variation de la race I, aussi n'est-il pas toujours aisé de distinguer les deux races. Mais, en gros, il nous semble évident qu'il y a bien là deux génotypes: les croisements entre eux-mêmes des individus les plus contractés de chaque race, ou des plus allongés, n'ont donné aucune déviation.

Voici la statistique des cinq générations[1]:

	1,60	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*
Première génération . . .		3	2	6	7	1	2	0	1
Deuxième » . . .			10	34	53	40	14	3	1
Troisième » . . .			2	3	2	11	6	4	2
Quatrième » . . .	1	2	6	10	13	10	4	1	
Cinquième » . . .				4	12	9	4	1	
Total	1	5	20	57	87	71	30	9	4

Cela dit, nous rattacherons à la race II une lignée provenant d'individus recueillis dans une mare à Champion (mare à 1,75 voir pl. 6 fig. 5-6). Le phénotype en aquarium de cette population s'est trouvé légèrement plus contracté que celui des exemplaires provenant de Thielle. Deux interprétations sont également possibles à cet égard. La première consisterait à admettre que cette lignée de Champion est impure et contient des gènes appartenant à la race III (voir paragraphe suivant, une race provenant de Champion également et trouvée dans une mare voisine). Cette solution n'est nullement exclue. Nous n'avons pu, il est vrai, disjoindre la lignée en deux, en croisant entre eux les individus extrêmes. Mais cinq générations ne suffisent peut-être pas à cette opération, lorsqu'il s'agit des races de marais assez voisines les unes des autres. La seconde interprétation consisterait à admettre l'existence d'une race intermédiaire entre ce que nous venons d'appeler la race II et ce que nous appellerons la race III. Si c'était le cas, il faudrait ajouter que cette race n'est peut-être pas non plus représentée à l'état pur dans la présente lignée, car nous allons constater que la troisième des cinq générations mesurées est identique à une génération quelconque du type de Thielle.

La solution de ce petit problème n'a pas d'intérêt pour nous puisque la seule chose nécessaire, pour interpréter correctement l'hérédité des formes lacustres, est de connaître la variabilité en aquarium de la race la plus contractée de marais et d'étudier cette race à l'état pur. C'est ce que nous ferons au prochain paragraphe. Bornons-nous donc, en ce qui concerne la lignée de Champion, à dire que notre race II est peut-être, en réalité, un complexe de races. Dans cette éventualité, appelons dorénavant II B la présente lignée (et II A celle de Thielle) et réservons la question des rapports entre II A et II B. Nous verrons d'ailleurs que ce génotype II B

[1] Voir pl. 3 fig. 11-24 et, pour la population mère pl. 6 fig. 3-4 et 50.

se retrouve chez les exemplaires provenant du lac de Bret. Cette circonstance milite plutôt en faveur de l'hypothèse d'une race intermédiaire entre II et III. Mais il se pourrait aussi qu'il y eût des gènes de race III dans l'ascendance des individus de Bret, la race III existant dans le Léman à Cully, c'est-à-dire non loin de là. Pour trancher la question dans son ensemble, il faudrait procéder à un grand nombre d'élevages de lignées de marais. Mais, répétons-le, un tel problème est en dehors du sujet de notre travail. Prenons donc simplement acte de cette difficulté et passons à la description du génotype II B.

L'animal et la coquille de ce génotype sont exactement comparables à ceux de II A, sauf que, chez un grand nombre d'individus la spire s'accroît un peu plus rapidement, l'ouverture étant aussi légèrement plus haute et plus large que celle du type II A.

Les indices statistiques traduisent cette différence de la manière suivante. Sur 210 exemplaires, la moyenne de l'indice de contraction s'est trouvé de 1,78 (= moyenne du type *stagnalis* en nature). Le premier quartile est de *1,739* et le troisième de *1,830*. L'écart quartile est donc de 0,09, c'est-à-dire légèrement inférieur à celui du génotype II A. Le premier centile est de *1,625* et le dernier de *1,999*. Les générations successives, enfin, ont donné des moyennes de 1,76; 1,76; 1,85; 1,78 et 1,78, conformément au tableau suivant[1]:

	1,60	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*
Première génération . . .	4	7	26	35	25	11	2		
Deuxième » . . .		2	7	5	2	3	1		
Troisième » . . .			1	2	8	5	4	3	1
Quatrième » . . .	1	4	2	4	9	7	1		
Cinquième » . . .			5	12	7	4			
Total	5	13	41	58	51	30	8	3	1

On voit qu'il existe presque les mêmes différences entre ce type et le génotype II A qu'entre II A et I. Mais la troisième génération ressemble si parfaitement à l'une des générations les plus allongées de II A que nous n'osons nous prononcer quant à la pureté de cette lignée.

Si l'on additionne les totaux de II A et II B, on obtient la répartition suivante:

1,60	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*
6	18	61	115	138	101	38	12	5

[1] Voir pl. 4 fig. 35-42. La population mère est figurée pl. 6 fig. 5-6;

Sur ces 494 exemplaires, la moyenne serait de 1,80, le premier quartile de *1.755*, le troisième de *1,865*, l'écart quartile de 0,11, le premier centile de *1,649* et le dernier de *2,029*. Que ces dernières valeurs caractérisent une seule race ou un mélange de deux races, peu importe donc: ce qui est certain, c'est qu'il s'agit encore de races très allongées, non susceptibles d'être confondues avec les races de lac, ni même avec la suivante.

§ 15. — La race III.

Les génotypes décrits jusqu'ici constituent l'essentiel des populations des étangs et des marais de la Suisse romande. Existe-t-il cependant une race non-lacustre plus contractée que II B et susceptible d'être identifiée à celle des mares de l'ancien lac de Neuchâtel (mares de la Maison-Rouge), ainsi qu'à celle des baies tranquilles des grands lacs de notre territoire ? C'est donc la grosse question des limites entre les génotypes non-lacustres et les génotypes lacustres qu'il nous faut résoudre maintenant, avec le maximum de précision que comporte une détermination aussi aléatoire. A cet égard, les faits répondent à notre attente de la manière la plus suggestive: il existe une race commune aux marais non-lacustres et aux lacs, et elle produit dans les lacs des accommodations à phénotypes *lacustris* ou *intermedia*, alors qu'elle se présente dans les marais sous une forme simplement *turgida* ou même *elophila*. Nous avons trouvé cette race III à Champion (et à Anet) dans des mares à 1,72, dans le lac de Neuchâtel à Colombier, Rouges-Terres et Witzwil. Enfin et surtout, les formes de la Maison-Rouge se rattachent en aquarium au même génotype.

Nous avons ainsi élevé et mesuré cinq lignées, de cinq générations chacune, pouvant être groupées sous le nom de race III. Mais il convient, cela va de soi, de les décrire séparément, en commençant par la forme non-lacustre, que nous appellerons III A, en continuant par la forme de l'ancien lac de Neuchâtel (III B), et en terminant par les trois formes de lac, que nous désignerons par les symboles III C, III D et III E.

Le type III A a été recueilli à Champion, dans une tourbière à 1,72, située exactement derrière les anciennes dunes qui marquent

la limite extrême du lac avant la correction des eaux du Jura (voir pl. 6 fig. 9-10). Cette mare n'était donc pas recouverte par la nappe lacustre, mais il va de soi qu'elle a pu être colonisée par des Limnées du lac portées par les Oiseaux. Comme nous le verrons au § 19, le même génotype s'est trouvé en aquarium chez les descendants d'exemplaires d'Anet, récoltés dans une mare également voisine des limites de l'ancien lac. Si nous en étions réduits aux données de la Suisse romande, nous pourrions donc considérer la race III comme étant déjà d'origine lacustre. Heureusement, 17 individus élevés par LOCARD dans son aquarium de Lyon nous ont permis de faire la preuve que cette race existe aussi dans des territoires privés de tout lac et que nous sommes donc en présence de la race la plus contractée vivant en stations non-lacustres.

Ce génotype III A présente de notables différences avec les races II A et II B. L'animal a la même couleur gris-noir et la coquille la même teinte brun-corné, mais la spire est plus courte, plus conique, s'accroissant plus rapidement; l'ouverture dépasse en hauteur la moitié de la hauteur totale et présente une forme ample (voir pl. 4 fig. 25-34).

Sur 299 exemplaires, la moyenne s'est trouvée de 1,698, le premier quartile de *1,649*, le troisième de *1,755* (l'écart quartile est donc de 0,1 environ), le premier centile de *1,529* et le dernier de *1,869*. Les générations successives ont fourni les moyennes de 1,68; 1,72; 1,67; 1,69 et 1,65:

	1,50	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*
Première génération . .	1	0	3	5	4	3		
Deuxième » . .	2	2	12	23	36	27	15	5
Troisième » . .	1	5	28	34	22	6	3	1
Quatrième » . .		3	4	6	10	3	1	
Cinquième » . .	2	9	9	8	3	5	2	
Total	6	15	56	76	75	44	21	6

Cette race est donc nettement plus contractée que le type II. De plus, chose exceptionnelle, elle est plus contractée en aquarium qu'en nature (la station originelle est de 1,72), mais on peut attribuer cette anomalie à l'impureté probable de la population dans laquelle ont été récoltés les parents de la première génération. J'ai choisi, en effet, comme point de départ de cette lignée deux exemplaires à 1,54 et 1,55, les plus contractés de l'endroit. Comme les exemplaires de 1,52 et moins, que nous avons pu trouver vivants dans

les canaux de Thielle et d'ailleurs, n'ont jamais donné en aquarium de génotype plus contracté que ce type III A, nous sommes ainsi en présence de la plus contractée des races non-lacustres. Il importe donc de déterminer avec précision les limites inférieures de contraction de cette race en aquarium.

Il est curieux, à cet égard, de constater que le premier centile de III A coïncide avec le premier millésile du type *stagnalis* en nature: 1,5299. Sur 399 individus, nous n'en avons donc trouvé que trois de 1,52 et au-dessous: un exemplaire à 1,50 (voir pl. 4 fig. 25), un autre à 1,51 et un troisième à 1,52. L'individu à 1,50 appartenait à la première génération. Je l'ai élevé à part et l'ai croisé avec un exemplaire à 1,60. Le produit n'a pas été plus contracté que celui des témoins. Un exemplaire à 1,51 (voir pl. 4 fig. 27) appartenant à la seconde génération a également été croisé avec un exemplaire à 1,54: les 30 individus issus de cette union ont donné une moyenne de 1,67, c'est-à-dire identique à celle des autres exemplaires de la troisième génération. Il semble donc bien que le type III A constitue une lignée pure et que les extrêmes inférieurs croisés entre eux, ne sauraient donner de produits s'éloignant de la moyenne de cette lignée.

Analysons maintenant le type III B ou race de la Maison-Rouge, ce qui nous permettra de résoudre enfin le problème si complexe des formes de l'ancien lac de Neuchâtel. Le type III B s'est trouvé, en effet, presque identique au type III A, morphologiquement et statistiquement, sauf en ce qui concerne quelques extrêmes en plus, mais dans les deux sens.

Nous avons élevé concuramment deux lignées de ce type III B, la première issue de deux individus à 1,47 et à 1,52 récoltés dans l'étang de la Directe, la seconde issue d'exemplaires moyens de la Maison-Rouge[1]. La seconde lignée s'est malheureusement éteinte à la troisième génération, l'eau du bocal s'étant trop viciée pendant une absence. Dans le tableau suivant j'ajouterai ainsi simplement les trois générations de la Maison-Rouge aux cinq générations de la Directe, ces deux types s'étant trouvés identiques: les cinq générations de la première lignée sont en effet de 1,73; 1,70; 1,68; 1,67 et 1,70; les trois générations de la seconde lignée de 1,65; 1,73 et 1,67.

[1] Voir pl. 4 fig. 62-77. Populations mères pl. 6 fig. 11-20.

	1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
Directe :										
Première génération				1	5	5	5	1	2	
Deuxième »	1	1	2	8	21	20	11	5	0	1
Troisième »	1	0	1	6	10	10	5	2		
Quatrième »		2	4	9	3	3	5	0	1	
Cinquième »		2	3	3	4	3	2			
Maison Rouge :										
Première génération	1	5	11	21	28	17	10	1		
Deuxième »			2	5	12	17	15	8	2	2
Troisième »				4	7	12	0	1		
Total de la Directe .	2	3	9	27	42	42	29	10	3	1
Total général. . . .	3	8	22	57	90	88	54	20	5	3

La moyenne générale de ces 350 exemplaires s'est trouvée de 1,688 (moyenne de la Directe 1,69), le premier quartile de *1,645*, le troisième de *1,745* (écart quartile = 0,1) [1], le premier centile de *1,505* et le dernier de *1,895*.

On voit ainsi que seuls les centiles diffèrent, et encore de bien peu, des indices correspondants du type III A. On peut donc identifier les races III A et III B, d'autant plus que s'il est trouvé sur 349 exemplaires huit individus et non trois au-dessous de 1,529 (= premier centile du type III A), il s'en est trouvé d'autre part neuf au-dessus de 1,869 (dernier centile du même type). On ne peut donc pas parler de génotype plus contracté, mais simplement d'une plasticité légèrement plus grande.

Nous voici peut-être en mesure de résoudre le problème des formes de l'ancien lac. Dans nos aquariums, le génotype des mares de la Maison-Rouge se trouve donc identique au génotype le plus contracté des races non-lacustres. On peut ainsi conclure que les formes de l'ancien lac de Neuchâtel ne doivent pas nécessairement leur contraction exceptionnelle, en nature, à une hérédité de caractères acquis en eaux lacustres, mais simplement à une sélection du génotype III. Le lac aurait éliminé les génotypes I et II des environs de la Maison-Rouge et, lors du retrait de la nappe lacustre, le génotype III se serait trouvé à l'état pur dans les stations où nous avons récolté le phénotype à 1,58-1,62. Au contraire dans les marais ordinaires, comme à Champion (mare à 1,72), on peut admettre que le génotype III est toujours plus ou moins mélangé avec les génotypes II ou même I, ce qui expliquerait l'absence, en nature, de phénotypes à 1,58-1,62 ailleurs que dans les mares ayant appartenu à un lac.

[1] Pour les cinq générations de la Directe, prises isolément, le premier quartile est de 1,655, le troisième de 1 ,755 (écart quartile = 0,1).

Cette solution est assurément claire et d'une vérité très probable. Néanmoins, d'autres interprétations ne sont pas absolument exclues. De ce que le type III A et III B se sont trouvés pratiquement identiques dans nos aquariums, on ne saurait en conclure, en effet, qu'ils le resteraient dans tous les milieux possibles. Il se pourrait, à cet égard, que la race III, par son contact avec le lac (contact sans doute multiséculaire) ait acquis non pas un caractère statique nouveau, mais une plasticité nouvelle. Les individus de l'ancien lac, plus plastiques que les individus de marais, présenteraient ainsi tout naturellement des morphoses plus contractées dans les étangs fangeux et dans les phragmitaies que les individus dont les ascendants n'ont jamais connu les lacs. C'est là une pure hypothèse, bien entendu, mais il faut penser à tout. Dans le doute, nous nous en tiendrons naturellement, dans nos statistiques, à la première solution : les formes de l'ancien lac de Neuchâtel constitueront donc dorénavant pour nous le phénotype non-lacustre le plus contracté en nature, et nous considérerons ainsi désormais le millésile de 1,4999 comme la limite inférieure de contraction de l'espèce en dehors des lacs.

Quelle est la limite inférieure de contraction de cette race III en aquarium ? Si nous n'avons rencontré aucun individu de moins de 1,50 parmi ceux du type III A, il s'en est trouvé par contre trois (sur 349), de 1,47-1,49 parmi les exemplaires issus des formes de la Directe et de la Maison-Rouge : un à 1,48, un à 1,48 et 1,49. Mais ils ne sauraient aucunement constituer l'indice d'une race encore plus contractée que le génotype III. En effet, les individus à 1,47 (Maison-Rouge, première génération) et 1,48 (Directe, troisième génération) sont des malformations. Quant à l'individu de 1,49 (Directe, deuxième génération, voir pl. 4 fig. 64), nous en avons élevé à part la descendance (après croisement avec un individu à 1,50). Voici les résultats :

générations issues des individus à 1,49 à 1,50	témoins	ensemble
1,71	1,67	1,68
1,67	1,67	1,67
1,71	1,70	1,70

Les lignées III B semblent donc bien pures, puisque les croisements des extrêmes entre eux ne donnent lieu à aucune déviation. La limite inférieure de contraction peut ainsi être fixée à *1,4999* approximativement, le premier centile de ce type en aquarium

correspondant au premier millésile de toutes les formes non-lacustres en nature, y compris celles de la Maison-Rouge.

Passons maintenant à l'analyse des lignées de la race III issues d'individus de lac. Le grand intérêt de cette race vient, en effet, de ce qu'elle est capable de produire, en certains milieux lacustres, des accommodations de phénotype *intermedia* et même *lacustris*. De plus, la race III est souvent croisée avec les formes *lacustris* et peut ainsi subsister à l'état latent dans des populations hétérogènes à phénotype *lacustris* plus ou moins net. Si les races IV et V que nous étudierons dans la suite, correspondent en nature aux phénotypes *lacustris* et *bodamica*, la race III est ainsi la race formatrice des phénotypes *intermedia* et de certains phénotypes *lacustris*.

Nous avons élevé trois lignées lacustres de cette race: l'une (III C) provient de Colombier, la seconde (III D) de Rouges-Terres et la troisième (III E) de Witzwil. Il convient de décrire séparément ces trois lignées, car elles proviennent de populations assez différentes les unes des autres dans la nature, et il faut faire en détail la preuve que leurs génotypes sont en fait identiques.

La lignée III C provient de petites flaques temporaires de la grève de Colombier. Cette station, qui présente par les basses eaux un phénotype de 1,56 (donc *intermedia* tendant vers *lacustris*) est, par les hautes eaux, envahie par la population de 1,42 (*lacustris*) qui habite toute la grève de Colombier. C'est dire que cette race habite aussi bien le lac même que les flaques temporaires et qu'elle produit les morphoses à 1,42 aussi bien que celles à 1,56. Les trois exemplaires ayant servi de parents sont de 1,44; 1,55 et 1,56: le premier est donc un *lacustris* et les deux autres des *intermedia* (v. pl. 6 fig. 21 et 22).

Les 237 exemplaires issus de ces unions ont présenté une moyenne de 1,65. Le premier quartile est de *1,615*, le troisième de *1,715* (écart quartile 0,1), le premier centile de *1,51* (un exemplaire à 1,49 et un à 1,50) et le dernier de *1,87*. Les cinq générations ont présenté des moyennes de 1,64; 1,60; 1,70; 1,64 et 1,66 (voir pl. 3 fig. 25-35):

	1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
Première génération			1	2	3	1				
Deuxième »	1	3	9	11	3	1				
Troisième »		1	6	22	36	34	12	5	2	1
Quatrième »		2	6	10	19	3	2	1		
Cinquième »		1	7	8	18	5	1			
Total	1	7	29	53	79	44	15	6	2	1

Il est visible que tous ces indices, sauf les centiles, sont légèrement plus faibles chez ce type III C que chez les formes non-lacustres III A et III B. Nous discuterons la chose après avoir analysé les deux formes suivantes.

Le type III D provient d'exemplaires à 1,47 et 1,50 recueillis dans une population de 1,59 au port de Rouges-Terres (entre Hauterive et St-Blaise, lac de Neuchâtel). Il s'agit donc d'un phénotype *intermedia* en communication possible et constante avec les populations lacustres (ce port est constamment ouvert, quoique très abrité).

Les 200 exemplaires élevés ont présenté une moyenne de 1,66, un premier quartile de *1,61*, le troisième étant de *1,74* (écart quartile de 0,13). Le premier centile est de *1,499* (un exemplaire à 1,48 et un à 1,49) et le dernier de *1,929* (un exemplaire à 1,90 et un à 1,92). Les générations successives sont de 1,63; 1,72; 1,66; 1,66 et 1,61 (voir pl. 4 fig. 53-61):

	1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
Première génération	1	3	6	4	6	4	0	1	1	
Deuxième »		5	9	8	16	16	13	12	7	4
Troisième »		3	4	4	4	2	3	4		
Quatrième »			2	9	10	4	4	1		
Cinquième »	1	3	8	8	5	4	1			
Total	2	14	29	33	41	30	21	18	8	4

Le type III E, enfin, provient de la grève même de Witzwil (station à 1,58). Les 121 exemplaires élevés en aquarium présentent les indices suivants: moyenne 1,65, premier quartile *1.615*, troisième quartile *1,705* (écart quartile 0,9), premier centile *1,519* (un exemplaire à 1,51), dernier centile *1,799* (un exemplaire à 1,80). Générations successives: 1,65; 1,63; 1,65; 1,63; 1,64[1].

	1,50	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*
Première génération		1	0	2	1	1	
Deuxième »	1	3	9	6	3	1	
Troisième »		11	17	13	13	5	1
Quatrième »	1	3	5	5	1		
Cinquième »	1	3	5	5	3	1	
Total	3	21	36	31	21	8	1

On constate ainsi que les trois types lacustres (III C, D et E) sont tous un peu plus contractés que les deux types non-lacustres

[1] Voir pl. 4 fig. 43-52. Population mère pl. 5 fig. 65-66.

(III A et B). Faut-il donc conclure à l'existence de deux races très voisines ou à une influence du milieu lacustre sur le génotype III ? Cette dernière hypothèse est exclue par le fait de l'existence à la Maison-Rouge d'un génotype du premier type ayant vécu dans le lac jusqu'il y a 50 ans environ. Reste l'hypothèse de deux races voisines. Mais une explication beaucoup plus simple consisterait à admettre que les trois dernières lignées (III C, D et E) ne sont pas pures. En effet, les populations dont elles sont issues habitent toutes trois à proximité de stations à génotype IV. Celle de Colombier est voisine de quelques mètres d'une station à 1,42 et celle de Rouges-Terres d'une station à 1,38, où nous avons trouvé le génotype en question (voir § 20). Quant à la population de Witzwil, il est facile de trouver parmi ses ressortissants quelques exemplaires albins et assez contractés qui révèlent l'existence du génotype IV mêlé au III. Bien plus, à examiner un à un les individus de nos différentes générations élevées en aquarium, nous avons remarqué une proportion notable (1/9 environ) d'individus albins et contractés qui sont identiques aux individus de race IV (de Marin, par exemple). Ces exemplaires sont surtout fréquents dans la seconde génération de III C (Colombier), qui est effectivement à moyenne plus basse que les autres. Il y a donc sans doute, dans les trois dernières de nos lignées, des hybrides III × IV. Nous ne nous sommes malheureusement pas aperçu de la chose assez tôt pour essayer de disjoindre les génotypes en présence. Mais nous avons réussi cette opération avec les lignées de Marin, dont nous parlerons au prochain paragraphe. En outre, la courbe totale des individus III C, D et E, comparée à la courbe totale des individus III A et B, présente une asymétrie notable sur la gauche. Un tel fait, joint à ceux qui précèdent, suffit, nous semble-t-il, à démontrer que nos trois dernières lignées ne sont pas pures, mais subissent l'influence, dans une faible proportion, du génotype IV. Voici ces courbes:

	1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
Lignées III A et B .	3	14	37	113	166	163	98	41	11	3
Lignées III C, D et E	3	24	79	122	151	95	44	25	10	5

Ce qui est certain, au reste, c'est qu'aucun des 1207 individus représentés dans ces deux courbes ne dépasse la limite inférieure de contraction de 1,499 que nous avons assignée à propos du type III A, à la variabilité en aquarium des génotypes non-

lacustres. Pures ou impures, ces lignées restent donc dans le domaine de variation des races de marais, puisque leur centile inférieur total est de *1,505*. Un tel fait est extrêmement important pour nous: il nous montre que les races non-lacustres suffisent à produire, dans les endroits peu exposés des lacs, comme à Colombier, dans la baie de St-Blaise et sur les grèves de Witzwil, des accommodations de type *intermedia* parfaitement adaptées à leur milieu. Nous verrons même au § 20 que cette race III constitue la majeure partie de populations à 1,45-1,50, habitant, dans le Léman, des stations à galets, relativement exposées, comme à Cully, par exemple. On peut donc se demander si la race III n'aurait pas été suffisante pour assurer le peuplement de nos lacs, à supposer que les races IV et V ne se fussent pas formées et n'eussent pas envahi tout le littoral battu par les vagues.

§ 16. — La race IV.

Avec la race IV, nous abordons l'étude des génotypes spécifiquement lacustres. Nous n'avons pas réussi, en effet, à trouver dans les marais de race plus contractée que la race III, bien que nous ayons élevé un certain nombre d'individus issus de parents *turgida* recueillis à Roche, Noville, Cornaux, etc. (voir § 19). Au contraire, il existe dans le lac deux races spéciales, l'une correspondant au phénotype *lacustris* (race IV) et qui est relativement voisine de la précédente, l'autre correspondant au phénotype *bodamica* (race V) et qui diffère autant de la race III que celle-ci diffère elle-même de la race I !

La race IV nous a échappé longtemps, en ce qui concerne la faune lacustre, parce qu'elle est habituellement mélangée à la race III. Par contre, nous l'avons trouvée à l'état pur dans l'Aar, à Nidau, à 2-300 m. de la sortie du lac de Bienne (ainsi que dans le Léman, à Crans: voir § 20). Nous décrirons ici les cinq générations de Nidau. Quant au lac de Neuchâtel, nous n'avons soupçonné l'existence de cette race IV que par l'examen attentif d'une lignée provenant de Marin, lignée qui s'est révélée complexe, dès la première génération, par l'amplitude des variations individuelles. A l'analyse sélective, nous avons pu constater qu'il s'agissait, en fait, d'un hybride de la race III et de la race IV, mélangées à parties égales. Nous allons commencer par décrire cette forme de Marin, et les deux

lignées qui en sont sorties par sélection progressive, ce qui nous prouvera d'emblée l'existence d'une différence appréciable entre les génotypes III et IV.

Sur la grève de Marin (station à 1,41), nous avons trouvé en été 1925 une flaque abandonnée par le retrait des eaux et dans cette flaque 71 individus jeunes avec leurs propres parents (pl. 6 fig. 23-24) encore en vie. Transportés dans nos bocaux, ils ont continué de croître, mais en présentant dans la grande majorité des cas (5/7) une déformation immédiate, la coquille s'allongeant sensiblement à partir du moment où l'animal l'a sécrétée en aquarium. Nous reviendrons plus loin sur ce fait intéressant (§ 24), qui prouve à lui seul combien la forme de la coquille dépend du milieu. Voici la statistique de ces 71 individus, en plus de celle des cinq générations qui en sont issues. On remarquera que les deux premières de ces générations résultent de croisements opérés au hasard. A partir de la seconde génération, nous avons, au contraire, croisé entre eux les extrêmes, d'où une dissociation progressive des génotypes III et IV durant les générations trois, quatre et cinq. Dans ce tableau, les individus contractés de la cinquième génération (race IV) sont donc issus des individus contractés de la quatrième génération, etc. Nous mettrons entre parenthèses la race à laquelle appartient ainsi chaque génération[1]:

	1,40	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
Parents (race III et IV) . .	1	1	5	6	7	24	16	5	5	0	1
Première génération (id.) .	1	5	5	7	14	8	15	14	11	3	2
Deuxième » (id.) .	1	3	1	2	6	22	25	5	7	1	
Troisième » (race III)				1	2	8	10	12	3	1	
» » (race IV)			1	1	3	12	3	1			
Quatrième » (race III)				2	3	8	9	8	7	5	1
» » (race IV)	1	2	5	10	11	2					
Cinquième » (race III)				1	1	4	6	5	1	0	1
» » (race IV)	1	1	2	6	4	1					
Total général.	5	12	19	36	51	89	84	50	34	10	5
Total race III (générations 3-5) .				4	6	20	25	25	11	6	2
Total race IV (id.) .	2	3	8	17	18	15	3	1			

Ces générations ont présenté des moyennes de 1,67 (parents); 1,68 (2me); 1,69 (2me); 1,72 et 1,66 (3me III et IV); 1,73 et 1,57 (4me III et IV); 1,72 et 1,57 (5me III et IV). La moyenne générale

[1] Voir pl. 4 fig. 1-24. La population mère est figurée pl. 5 fig. 58-60 et pl. 6 fig. 23-24.

de ces 395 individus est de 1,69, le premier quartile de *1,635* et le troisième de *1,750*. L'écart quartile est donc de 0,12 environ, c'est-à-dire plus élevé que celui des races III ou II lorsqu'elles sont à l'état pur. En outre, il est très net que la sélection des extrêmes a dissocié l'une de l'autre deux races différentes. Le premier de ces génotypes peut être attribué à la race III. Il est vrai qu'il présente une moyenne de 1,72, ce qui est légèrement supérieur à la moyenne des formes de Champion ou de la Directe et tend vers la moyenne de II B (1,76). Mais le premier quartile est de *1,675* et le troisième de *1,775*, ce qui est plus près des indices de III A (1,649 et 1,775) que de ceux de II B (1,739 et 1,830). En outre, les extrêmes supérieurs (dernier centile 1,91) sont de l'ordre de variation de la race III et non de la race II (le dernier centile de II B est de 1,999).

Quant à la seconde race, progressivement isolée par la sélection des individus les plus contractés, elle s'est trouvée présenter des moyennes de 1,66, puis de 1,57 et 1,57. La moyenne générale en est de 1,60 (mais il n'est pas sûr que cette population ait été pure dès le début de la sélection), le premier quartile de *1,555*, le troisième de *1.675*, le premier centile de *1,435* et le dernier de *1,745*. Ce sont là assurément de tout autres indices que ceux des différents types groupés jusq'ici sous le nom de race III. Nous sommes donc en présence d'une race nouvelle, que nous appellerons race IV.

L'examen de la morphologie des deux races III et IV suffit d'ailleurs, indépendamment de la statistique, à mettre en évidence leurs caractères différentiels. Comme nous l'avons déjà vu, la race III est brune: l'animal est jaune-gris ou gris-noir et la coquille brun-corné. Au contraire, la race IV est albine: la coquille est corné-pâle et l'animal jaunâtre. Il est frappant, à cet égard, de voir les couleurs se dissocier peu à peu, au cours de la sélection de nos cinq générations et de constater que cette dissociation est corrélative, dans les grandes lignes, de la dissociation des formes. La race IV présente, en effet, une forme générale plus contractée, une spire plus conique et une ouverture plus ample. Les exemplaires les plus contractés de cette lignée ressemblent à des *lacustris* plus ou moins typiques, les autres à des *intermedia* ou à des *borealis*, toute question de taille à part.

La lignée de Nidau, que nous allons analyser maintenant, présente les mêmes caractères d'albinisme et de contraction. Issus d'une station de *Rhodani* à 1,50 de moyenne, les parents étaient des exemplaires à 1,49 et 1,52 (voir pl. 6 fig. 25-26). La première

génération n'ayant été représentée que par cinq exemplaires, nous avons élevé et compté ici une sixième génération. Les 272 individus ainsi obtenus ont fourni une moyenne de 1,589, un premier quartile de *1,555*, un troisième quartile de *1.645* (écart quartile = 0,9); le premier centile est de *1,465*, le dernier de *1,745*. Les générations successives se sont trouvées de 1,56; 1,58; 1,57; 1,63; 1,58 et 1,56. Il y a donc bien là un ensemble d'indices comparables à ceux de la seconde race de Marin et différents des indices caractéristiques de la race III. Voici le tableau de variation de ces six générations (voir pl. 3 fig. 36-46):

	1,40	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*
Première génération .			1	3	1			
Deuxième » .	1	6	28	34	27	10	4	
Troisième » .		2	6	14	11	1		
Quatrième » .		1	4	12	18	15	9	1
Cinquième » .		2	6	14	12	4	1	
Sixième » .		1	9	9	4	1		
Total	1	12	54	86	73	31	14	1

Si nous comparons maintenant cette lignée IV (plus les générations de Marin appartenant à la race IV) aux lignées de race III non-lacustres (Champion et Maison-Rouge) et aux lignées de même race, mais lacustres (III C, D, E et générations de Marin appartenant à la race III), nous obtenons le résultat suivant:

	1,40	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
Types III non-lacustres . .		3	14	37	113	*166*	163	98	41	11	3
Types III lacustres		3	24	83	128	*171*	120	69	36	16	7
Génotype IV.	3	15	62	*105*	91	46	17	2			

Il n'y a guère de doute, à comparer ces résultats statistiques entre eux, et à les confronter avec l'examen morphologique direct des individus de ces lignées, qu'il s'agit là de deux races distinctes: la race III, commune aux lacs et aux marais, et la race IV spéciale aux lacs et à certaines rivières, à leur sortie des lacs.

§ 17. — La race V.

La race IV correspond aux phénotypes en nature *lacustris* et *Rhodani* (du moins à certaines *lacustris* et à certaines *Rhodani*). Existe-t-il une race héréditaire correspondant au phénotype

bodamica ? Le résultat le plus important de nos élevages — et le résultat qui à lui seul justifie l'ampleur que nous avons été obligés de donner à ce travail — est précisément la découverte d'une race héréditaire stable, issue des *bodamica* neuchâteloises et présentant en aquarium une forme admirablement contractée et très nettement distincte des formes appartenant à toutes les races précédentes.

La station dans laquelle nous avons recueilli les parents de cette lignée est située au port d'Hauterive (station à 1,35 sur une grève caillouteuse exposée aux vagues) et les individus-souches étaient normaux (1,32 et 1,34). La première génération s'est trouvée d'emblée si contractée (1,44 de moyenne) que nous n'avons pas eu le soupçon qu'elle pouvait être impure. Nous n'avons donc pas croisé entre eux les individus les plus allongés. Mais, en choisissant chaque fois, comme parents de la génération suivante, les exemplaires les plus typiques, nous sommes parvenu à abaisser encore la moyenne de contraction, ce qui prouve bien que, au début de la lignée subsistaient encore quelques individus porteurs de gènes de la race IV. Aussi compterons-nous ici, comme pour la lignée de Nidau, six générations et non pas seulement cinq, la sixième servant de contrôle et ne comportant, par conséquent, que peu d'individus (un seul boudin d'œufs a été conservé à cet effet).

Voici d'abord les courbes de variation de ces six générations, dont la comparaison suffira à prouver que la race est stable et n'a aucune tendance à l'allongement ou à un retour éventuel au type de l'espèce. Ces générations ont, en effet, pour moyennes : 1,44; 1,45; 1,43; 1,41; 1,42 et 1,41 [1].

	1,20	*1,25*	*1,30*	*1,35*	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*
Première génération . . .			1	3	3	3	2	1	
Deuxième » . . .			1	11	36	31	16	7	1
Troisième » . . .		3	4	25	58	44	23	9	
Quatrième » . . .		2	4	30	71	26	7	1	
Cinquième » . . .	1	1	9	23	49	24	11	4	1
Sixième » . . .		2	5	6	7	7	2		
Total	1	8	24	98	224	135	61	22	2

La moyenne de ces 575 exemplaires est de 1,43 (1,433), le premier quartile de *1,385*, le troisième quartile de *1,495*. L'écart quartile est ainsi de 0,11, ce qui montre que la race est de variabilité normale,

[1] Voir pl. 3 fig. 58-75. Population mère pl. 5 fig. 55-57.

légèrement supérieure même à celle de la majorité des races précédentes. Le premier centile est de *1,285* et le dernier de *1,585*. Les individus extrêmes dans les deux sens sont:

1,24 (5me génération)[1], 1,25 (6me génération), 1,26 (3me génération)[2], 1,27 (5me génération) et 1,28 (3me, 4me et 6me générations).

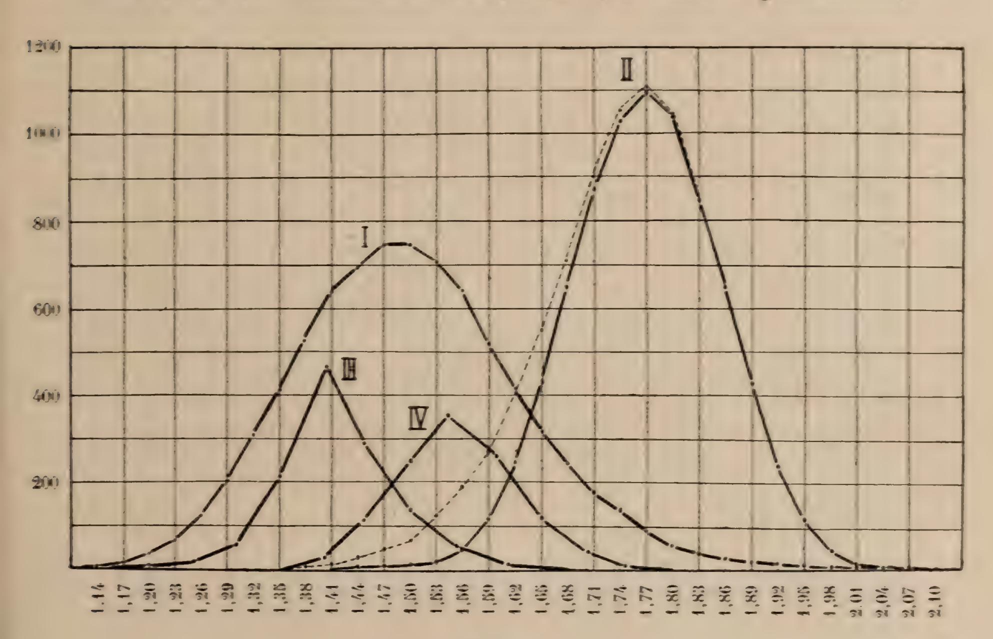


FIG. 8.

Comparaison des courbes de fréquence des races IV et V en aquarium avec la dispersion des phénotypes en nature.
I. Phénotypes lacustres.
II. Phénotypes non-lacustres (en pointillé: mares communiquant avec les lacs).
III. Génotypes de race V en aquarium.
IV. Génotypes de race IV en aquarium.

1,64 (2me génération), 1,60 (5me génération), 1,59 (2me et 3me générations) et 1,58 (1re, 2me, 3me et 5me générations).

On voit combien toutes ces valeurs sont éloignées de celles des races précédentes. La génération la plus contractée de race IV s'est trouvée de 1,56, alors que la génération la plus allongée de race V n'est que de 1,45. La moyenne générale de cette lignée est de 1,433,

[1] Pl. 3 fig. 69.
[2] Pl. 3 fig. 63.

alors que le premier centile de la race IV oscille entre 1,435 et 1,465: il y a donc un exemplaire sur deux, de race V, là où il n'y en a plus que 1 sur 100 de race IV !

Bien plus, si nous considérons l'indice de 1,4999 comme la limite inférieure de contraction des races non-lacustres de l'espèce (= premier millésile des phénotypes en nature, y compris ceux de l'ancien lac de Neuchâtel, et premier centile des individus d'aquarium appartenant à la race III, c'est-à-dire à la race non-lacustre la plus contractée), nous constatons ce qui suit: non seulement la moyenne des individus de race V est bien au-dessous d'un tel indice, mais encore on trouve 490 individus sur 575 (= 85%) qui présentent une contraction dépassant cette limite (voir fig. 8). Cela signifie que, en-dessous de la limite inférieure de 1,499, on trouve 850 fois plus d'individus *bodamica* élevés en eau immobile que d'individus non-lacustres, ayant cru en nature, et 85 fois plus de ces mêmes *bodamica* que d'individus appartenant à la race non-lacustre la plus contractée, cultivée en aquarium dans les mêmes conditions ! De plus, sur 1300 exemplaires environ de race III (lacustres et non-lacustres) élevés en aquarium, l'individu le plus contracté s'est trouvé de 1,47, alors que la moyenne de la race V est de 1,43 et que l'individu le plus contracté sur 575 exemplaires de cette race est de 1,24 ! Notons enfin que ces indices de 1,43 de moyenne, et de 1,24 de contraction extrême, dépassent les limites inférieures de contraction des *lacustris* des lacs de Bienne et de Morat, et même du Léman. Les stations à phénotype le plus contracté des lacs de Bienne et de Morat sont de 1,45, indice de la plus allongée de nos six générations de race V élevées en eau immobile. Les populations les plus contractées du Léman sont de 1,41 et 1,37, ce qui rentre dans la courbe de variabilité de ces mêmes six générations d'aquarium. D'autre part, sur 1000 individus du Léman, le plus contracté s'est trouvé de 1,27, et sur 600 exemplaires des lacs de Bienne et de Morat, le plus contracté n'a pas dépassé la limite de 1,29-1,30: or, sur 575 individus *bodamica* élevés en aquarium, il s'en trouve un à 1,24, un à 1,25, un à 1,26, etc.

Tous ces chiffres concordent pour montrer avec évidence que la forme lacustre *bodamica* constitue une race stable dont le génotype en aquarium sort complètement des limites de variation du type *stagnalis*, ainsi que des limites des races non-lacustres de l'espèce. Cette forme lacustre héréditaire ne se trouve actuellement, sur notre territoire, que dans les stations les plus exposées de la rive nord du

lac de Neuchâtel. Enfin, s'il existe entre cette race V et les races non-lacustres une race intermédiaire, également lacustre (et qui est la race IV), on peut dire que cette race IV est beaucoup plus proche des races I-III que de la race V. C'est donc l'existence de la race V qui constitue le fait biologique essentiel à expliquer pour qui veut rendre compte des adaptations de la *Limnaea stagnalis* au milieu lacustre. C'est de ce fait que nous nous occuperons dès lors principalement au cours de la troisième partie de ce travail, partie consacrée à l'examen des théories explicatives actuellement reçues en biologie générale.

Un dernier point : si stable que paraisse cette race V en aquarium, on peut se demander si, élevée dans des eaux stagnantes en nature, elle garderait la même forme contractée, ou si le milieu des marais suffirait à la transformer.

Nous avons, à cet égard, fait l'expérience suivante. Au début de juillet 1928, un boudin d'œufs fut déposé dans une mare du plateau vaudois, au Jordillon (au-dessus de Cully, Lavaux), à 700 m. d'altitude environ. La mare ne contenait que la *Limn. peregra*. Fin septembre, nous avons pu recueillir 19 exemplaires de 15 à 22^{mm} de hauteur, fournissant une moyenne de 1,39, et répartis comme suit :

1,30	*1,35*	*1,40*	*1,45*
2	10	7	1

Ces exemplaires ne diffèrent donc en rien de ceux d'aquarium, sauf par une contraction moyenne légèrement plus accentuée que les témoins (cinquième génération = 1,42) !

§ 18. — L'hybridation des races I et V.

La race V se trouve donc aussi stable après six générations élevées en aquarium que dans le lac même. Mais comment prouver qu'elle le serait encore après 30 ou 300 générations ? Le critère de l'existence d'une race, donc de sa stabilité, est, pour les mendéliens, la possibilité de la retrouver à l'état pur par ségrégation, après croisement avec une autre race. Nous avons tenté cette expérience. Pour pouvoir interpréter les résultats à coup sûr, nous avons choisi comme race conjointe, la seule qui fut entièrement en dehors

des limites de variation de la race V, et cela en particulier dans l'idée que la dominance d'une race sur l'autre serait ainsi très nette. En effet, sur 418 exemplaires de race I, aucun ne s'est trouvé au-dessous de 1,66, alors que sur 575 exemplaires de race V aucun ne s'est trouvé au-dessus de 1,64. Cette circonstance facilitera, en effet, l'interprétation des résultats du croisement; mais contrairement aux prévisions, aucune race n'a dominé l'autre.

Par contre, et c'est tout ce qu'il fallait établir, une ségrégation complète a pu être obtenue à la troisième génération, on verra tout à l'heure en quelles conditions.

Disons d'emblée que la grande complication, dans ces expériences, est la fréquence de l'autofécondation chez les Limnées. Le fait était connu des *peregra* et des *auricularia*. Nous avons pu le constater avec nos exemplaires. Il est donc impossible de se livrer, sur les espèces, à une analyse génétique complète. Le résultat obtenu n'en a pas été moins intéressant en ce qui concerne la ségrégation des génotypes I et V, mais l'autofécondation des lignées nous a empêché de pouvoir trancher la question de savoir s'il y a eu polyhybridisme ou hybridation simple.

Voici les données obtenues (voir fig. 9):

Les parents ont été: un exemplaire de race V à 1,26 (voir pl. 3 fig. 63), appartenant à la troisième génération de la lignée d'Hauterive étudiée au § 15, et un individu de race I, à 1,91 (voir pl. 3 fig. 6), appartenant à la troisième génération de la lignée du Loclat (§ 12). Ces deux individus ont été élevés ensemble dès le second mois après leur naissance et n'ont pu ainsi être fécondés par ailleurs: ils n'ont pondu, en effet, qu'à la fin du quatrième mois. J'ai élevé chacun à part les sept boudins déposés dans le bocal. Cinq de ces boudins ont fourni des individus dont les moyennes ont été de 1,92; 1,86; 1,91; 1,87 et 1,91 (moyenne générale 1,90). A la génération suivante, la moyenne s'est trouvée de 1,89, sans aucun exemplaire en dessous de 1,75. Il s'agit ainsi dans tous ces cas, de lignées pures de race I, issues par autofécondation de l'exemplaire à 1,91. Ces individus n'ont donc pas d'intérêt pour nous, sinon à titre de témoins.

Par contre, les deux autres boudins se sont trouvés être le produit du croisement des deux exemplaires de race I et V (l'individu de race I n'a pas donné de boudin par autofécondation, ce qui n'exclut pas la possibilité d'une autofécondation chez ses descendants).

Voici le tableau des générations 1 à 3 (voir pl. 5 fig. 30-48 et fig. 9 dans le texte):

	1.30	*1.35*	*1.40*	*1.45*	*1.50*	*1.55*	*1.60*	*1.65*	*1.70*	*1.75*	*1.80*	*1.85*	*1.90*	*1.95*	*2.00*
F^1					1	13	16	5	2	1					
F^2		1	3	7	7	16	15	18	13	10	7	5	1		
F^3	2	5	*10*	*10*	5	1	1	3	9	11	7	4	2	1	1

Fig. 9.

Les trois premières générations d'hybrides de races I et V.

Comme on le voit, la première génération (pl. 5 fig. 30-33) est exactement intermédiaire entre les domaines des parents. En effet, F_1 = *1,62* de moyenne, alors que les générations pures de race V oscillent entre 1,37 et 1,45 et les générations de race I entre 1,85 et 1,92. De plus, si nous considérons, pour des raisons de simplifi-

cation, la limite inférieure de race I comme étant de 1,70 (premier centile = 1,719) et la limite supérieure de race V comme étant de 1,60 (dernier centile = 1,585), nous voyons que 21 des 38, soit près des 3/5 des individus de F_1 tombent entre ces deux limites.

Il n'y a donc aucune dominance de la race I sur la race V ni l'inverse. Une telle circonstance peut être due soit à un fait de polyhybridisme (les caractères de contraction ou d'allongement n'étant pas seuls en jeu), soit au fait que les caractères des parents sont réellement de même valence. Il n'est malheureusement pas possible de trancher cette question, faute d'analyse génétique complète. En tout cas, on constate au moins deux caractères en jeu: la forme et la couleur. La race I, quoiqu'albine, est, en effet, un peu plus foncée que la race V. Mais, comme nous le verrons à propos de F_3, les individus ségrégés de race V semblent tous très pâles, ce qui indiquerait que les caractères de contraction et d'albinisme poussé forment un complexus stable.

Quoi qu'il en soit, il est très curieux de constater que cette F_1 de 1,62 de moyenne simule complètement une génération de race III (cf. Colombier, deuxième génération) ou même de race IV (Nidau ou Marin). Il se peut donc fort bien que, dans la nature, telle ou telle population *intermedia* soit en réalité constituée par un mélange de *bodamica* et de *producta*. Cela paraît être, en particulier, le cas de certains phénotypes de Witzwil.

La deuxième génération (pl. 5 fig. 34-42) présente de notables changements, malgré une moyenne à peu près semblable à celle de F_1 (F_2 = *1,65*), c'est-à-dire de nouveau intermédiaire entre les moyennes de la race I et celles de la race V. Cette F_2 a été obtenue par des croisements s'opérant au hasard entre les divers individus de F_1. Or, on constate d'emblée un début de ségrégation. En effet, sur les 103 individus de cette seconde génération, 34 exemplaires rentrent dans le domaine de la race V (1,35-1,59), 36 exemplaires rentrent dans celui de la race I (1,70-1,93) et 33 sont intermédiaires. Les proportions mendéliennes sont donc respectées, puisque au moins un quart de ces individus peuvent être attribués au génotype I, au moins un quart au génotype V et deux quarts au génotype impur intermédiaire (lequel s'étendrait approximativement entre 1,55 et 1,75, voir pl. 5 fig. 34-38). Malheureusement, l'absence de dominance empêche de déclarer à coup sûr quels sont

ces individus entre 1,55 et 1,75 qui sont impurs et quels sont ceux qui appartiennent aux lignées I et V.

Quoi qu'il en soit de ce point, il est déjà certain qu'il y a ségrégation; les individus de 1,35-1,49 ne peuvent être, en effet, que des individus purs de race V (pl. 5 fig. 39-40) et les individus de 1,75-1,90 (pl. 5 fig. 41-42) ne peuvent appartenir qu'à la race I, puisque ces deux groupes dépassent les écarts maximums de F_1.

La troisième génération confirme cette interprétation. Nous avons obtenu cette F_3 en accouplant deux individus à 1,35 et à 1,41 de F_2, d'une part, et deux individus de 1,89 et 1,93, d'autre part[1]. Le résultat est une ségrégation nette. Les parents à 1,35 et 1,41 ont donné naissance à 33 individus dont la moyenne est de 1,44 et les extrêmes de 1,32 et 1,55; les quartiles sont de *1,405* et de *1,495*. Tous ces indices sont caractéristiques de la race V (voir pl. 5 fig. 43-45). Les parents à 1,89 et 1,93, au contraire, ont donné naissance à 39 individus, dont la moyenne est de 1,77, les extrêmes de 1,63 et 2,03 et les quartiles de *1,73* et de *1,84*. Ces exemplaires sont donc nettement d'une autre race que ceux du premier groupe (voir pl. 5 fig. 46-48). Mais ces derniers indices sont un peu moins élevés que ceux de la race I et rappellent ceux de la race II. Il intervient sans doute ici des facteurs d'intensité qui compliquent l'hybridation. Mais peu importe ici, puisqu'il y a ségrégation évidente entre les deux groupes de F_3.

La ségrégation complète ainsi obtenue prouve que le génotype V constitue une race stable, ce qui était à démontrer. La seule réserve que l'on pourrait faire vient de ce que certains exemplaires de F_2 et même de F_3, bien que rentrant parfaitement dans le domaine de variation de la race V, présentent cependant un galbe légèrement différent de ceux des témoins (de la lignée étudiée au § 15). Tout en fournissant une contraction sans aucun rapport avec celle des individus de race I, ils ont, en effet, une spire un peu moins conique que celle du type V et rappellent à certains égards les exemplaires de race IV (Voir pl. 5 fig. 39). Mais comme ce caractère s'est beaucoup atténué entre F_2 et F_3, on peut y voir simplement l'indice d'un polyhybridisme avec intervention de facteurs d'intensité s'ajoutant aux facteurs de contraction. Les générations de la lignée d'Hauterive (§ 15) ont d'ailleurs aussi présenté de telles formes au

[1] Ces quatre individus sont ceux qui sont figurés pl. 5 (fig. 39-40 et 41-42).

début, qui ont disparu peu à peu. Leur présence n'enlève en tout cas rien à la certitude du fait de la ségrégation, sur lequel aucun doute n'est en effet permis, puisque les 33 exemplaires de F_3 (premier groupe) sortent tous des limites de variation de la race I et que 27 de ces exemplaires sortent, d'autre part, des limites de variation des races non-lacustres (1,4999) [1].

§ 19. — Quelques élevages complémentaires de populations non-lacustres.

Les élevages dont nous avons fait la description jusqu'ici semblent démontrer l'existence de cinq races stables, dont la dernière est non seulement stable en aquarium, mais susceptible de ségrégation mendélienne. Ces cinq races correspondent à des populations en nature dont le type est (1) *producta*, (2) *typica*, (3) *turgida-intermedia*, (4) *lacustris* et (5) *bodamica*. Le moment est venu de contrôler ce dernier point par quelques élevages complémentaires susceptibles de nous indiquer quelles sont, dans les grandes lignes, les aires de variation, en nature, de chacune de ces races.

Pour ce faire, nous avons choisi un certain nombre de stations remarquables, soit lacustres, soit non-lacustres, et avons élevé suivant les cas une ou deux, ou même trois générations de chaque station, c'est-à-dire un nombre d'exemplaires suffisant à la détermination de la race ou des races en présence. Ces élevages complémentaires n'auraient pas suffi, c'est entendu, à prouver l'existence de nos cinq races. Mais cette existence une fois démontrée par les élevages qui précèdent, nous avons considéré qu'il était possible de se referer aux constantes statistiques de ces races pour déterminer à quelle race appartient une ou deux générations issues de parents prélevés dans une population donnée.

Le résultat obtenu par l'élevage de quelques populations de marais montre à l'évidence qu'il n'est pas possible de juger de la race par le phénotype en nature. Les formes les plus diverses se sont, en effet, trouvées correspondre aux trois races I, II et III. A la

[1] En outre, 21 exemplaires de F^1 et de F^3 sortent des limites inférieures de contraction de la race IV, ce qui démontre une fois de plus que ces deux races (IV et V) sont distinctes l'une de l'autre.

race I se rapportent, par exemple, les exemplaires les plus contractés recueillis dans la population à 1,66 de Roche (près Aigle).

Cette population à 1,66 habite un canal fangeux à courant assez rapide. L'accommodation à laquelle ce milieu donne naissance simule ainsi presque une forme *Rhodani*, du moins chez les individus extrêmes. Deux exemplaires, à 1,53 et 1,56 (voir pl. 4 fig. 78-79), ont été déposés dans un bocal et ont pondu après quelques semaines. Or les 90 exemplaires issus de cette union se sont trouvés parmi les plus allongés de nos aquariums (voir pl. 4 fig. 80-81) et identiques à ceux du Loclat. La couleur, en particulier, qui est corné-jaunâtre en nature (chez les parents) s'est trouvée cornée-albine en bocal, comme pour la forme du Loclat.

Voici la statistique de ces 90 exemplaires:

1,75	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*	*2,10*
1	10	14	23	24	12	5	1

La moyenne est de 1,93, le premier quartile de *1,89*, le troisième de *1,98* (écart quartile = 0,09), le premier centile de *1,799* et le dernier de *2,099*. Ces indices, qui sont tous plus élevés que ceux de la lignée du Loclat, sont naturellement peu sûrs, puisqu'une seule génération a été élevée. Ils montrent, cependant, que cette forme est nettement de race I.

A ce même type se rapporte aussi une forme de Noville (plaine du Rhône vaudoise) issue d'une population à 1,72, de type *elophila*, habitant les marécages formés par un ancien bras du Rhône. Les 50 exemplaires issus de parents récoltés dans cette station ont fourni une moyenne de 1,90 (voir pl. 4 fig. 82-83), le premier quartile étant de *1 85*, le troisième de *1,94*, le premier centile de *1,75* et le dernier de *2,07*. Ce sont presqu'exactement les chiffres fournis par la lignée du Loclat (sauf en ce qui concerne le 1er centile, mais ce détail est sans importance, étant donné le faible nombre des individus). Voici la courbe des fréquences:

1,75	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*
2	9	11	14	8	4	2

La seule différence est qu'ici la couleur est d'un corné plus foncé que chez les individus de Roche ou que chez ceux du Loclat. Ce fait nous indique que la couleur et la forme sont en partie indépendantes, à moins que le type de Noville soit un hybride des races I et II.

Nous n'avons pas cherché à résoudre cette question qui nous eût

entraîné trop loin. Disons seulement que par sa forme, le présent type appartient à la race I, ce qui montre une fois de plus que cette race peut donner en nature des phénotypes *elophila* aussi bien que *producta*, etc.

A mi-chemin entre la lignée I, du Loclat, et la lignée II A, de Thielle, on peut situer maintenant une forme de Cornaux, appartenant à une population qui, en nature, est de 1,74. Nous avons tenu à élever une génération de cette station, étant donnés les quelques exemplaires à 1,52 et moins que nous y avons rencontrés. Il s'agissait, en effet, de voir si une race contractée spéciale habitait Cornaux ou si ces individus spécialement contractés ne constituaient que des morphoses. C'est cette dernière solution qui s'est révélée la bonne.

En effet, sur 50 individus issus d'individus à 1,55-1,60, la moyenne s'est trouvée de 1,87, le premier quartile de *1,819*, le troisième de *1,919* (écart quartile = 0,1), le premier centile de *1,76* et le dernier de *2,04*:

1,75	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*
4	17	18	12	3	2	1

Ces indices sont intermédiaires entre ceux de la race I et ceux de la race II. La couleur cornée-pâle fait cependant plutôt penser à la race I. S'agit-il d'hybrides ou d'une race nouvelle ? Il n'est pas dans notre sujet de trancher ce problème, qui demanderait un nombre considérable d'élevages de formes non-lacustres prélevées un peu partout.

A la race II (forme II A) se rapporte sûrement une forme de Monsmier (mare à 1,78, c'est-à-dire habitée par le type même de l'espèce) qui nous a servi à une expérience sur la production expérimentale de la contraction (voir § 25). Nous avons élevé deux générations de ce type. La première a été répartie en deux fractions, l'une ayant cru dans nos bocaux habituels, la seconde dans un agitateur. Nous ne tiendrons pas compte ici de cette seconde fraction. La seconde génération est formée des descendants de la première et des descendants de la seconde fraction, élevés tous deux en eau immobile. Nous compterons ensemble, pour le moment, ces deux groupes de F_2, étant donnée leur identité (voir pl. 5 fig. 23-29). Voici les courbes obtenues:

	1,65	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*
F_1 (1,83). . . .	1	8	16	25	21	10	4	1	
F_2 (1,86). . . .	1	2	7	21	24	9	6	4	1
Total	2	10	23	46	45	19	10	5	1

Ces 161 exemplaires fournissent une moyenne de 1,84, un premier quartile de *1,805*, un troisième quartile de *1,895* (écart quartile = 0,09), un premier centile de *1,679*, un dernier centile de *2,039*. Ce sont donc, presqu'exactement, les indices de la lignée II A, de Thielle.

Enfin, on peut rapporter au type II B (Champion) une forme issue par auto-fécondation d'un exemplaire trouvé à l'état jeune dans le lac de Bret et élevé dans un de nos bocaux. Après des journées entières de recherches infructueuses, nous avons fini par découvrir la *Limnaea stagnalis* dans le lac de Bret, sous la forme d'un individu jeune et vivant. Elevé en aquarium, cet exemplaire a donné naissance, par autofécondation, à 70 individus se répartissant comme suit :

1,60	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*
1	11	24	16	10	5	2	1

La moyenne est de 1,75, le premier quartile de *1,725* et le troisième de *1,805*. Ce sont là des indices intermédiaires entre ceux de la forme II B et ceux du génotype III A. Cependant, l'absence d'exemplaires contractés et le fait que ces indices statistiques sont plus voisins de II B que de III nous engagent à considérer cette lignée comme appartenant plutôt au groupe II qu'au groupe III. Il est regrettable que les circonstances nous aient empêché de poursuivre cet élevage, car seul l'examen de plusieurs générations successives eût permis de trancher la question. Ce problème n'a d'ailleurs pas d'importance en ce qui concerne l'hérédité des races lacustres.

A la race III, nous rapporterons maintenant trois formes intéressantes, provenant de Lyon (France), d'Anet (Seeland) et de Payerne. On se rappelle que le problème est de savoir si cette race III, qui est celle des mares datant de l'ancien lac de Neuchâtel, est une race spécifiquement lacustre ou une race ayant pu se constituer indépendamment des lacs. A cet égard, aucune station de Suisse romande n'a pu nous fournir de renseignement définitif. La station d'Anet, dont nous allons parler, a pu être touchée par le lac avant la correction des eaux du Jura. La population de Payerne habite des étangs de pisciculture, où l'on a introduit des individus de Boudry pouvant provenir eux-mêmes des mares littorales d'Auvernier ou de Bevaix. A part ces stations et celles de Champion ou de la Maison-Rouge, nous n'avons pu trouver la race III, sur notre territoire, ailleurs que dans les lacs.

Par un hasard heureux, la collection Locard, au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, contient 18 exemplaires élevés en aquarium par Locard lui-même, durant trois générations, et qui appartiennent précisément à la race III. Ces individus proviennent des environs de Lyon et vraisemblablement des étangs de Montbrizon (Loire) où l'on trouve des formes *turgida* à 1,66 de moyenne. L'élevage a été fait par Locard dans un aquarium certainement plus grand que les nôtres, étant donnée la taille des individus (27 à 46^{mm} de hauteur), mais les seconde et troisième générations sont de plus petite taille (27 à 35^{mm}) et les résultats sont ainsi comparables tout de même. La première génération fournit une moyenne de 1,67, la seconde et la troisième réunies de 1,69. Les 18 exemplaires ensemble ont une moyenne de 1,68, un premier quartile de *1,645*, le troisième de *1,735*, les individus extrêmes étant de 1,52 et de 1,76. On voit que ce sont à peu près exactement les indices de III B, c'est-à-dire de la lignée de l'étang de la Directe, qui était recouvert, il y a 50 ans encore, par le lac de Neuchâtel. La race III existe donc sur des territoires où aucune influence lacustre n'est concevable.

Passons à la lignée de Payerne. Le phénotype en nature en est de 1,65, très semblable à celui de Montbrizon, près Lyon, dont la forme précédente est vraisemblablement issue. Cette lignée n'est d'ailleurs peut-être pas pure, car les quatre générations successives que nous avons élevées marquent un léger déplacement vers la gauche (j'ai tenté de sélectionner les individus les plus contractés): 1,75; 1,72; 1,63 et 1,68 (voir pl. 5 fig. 8-10):

	1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
Première génération.				1	3	0	3	4	1	1
Deuxième »		2	6	7	8	10	11	9	4	3
Troisième »	1	5	18	24	25	12	3	2		
Quatrième »		1	3	6	7	5	3	2	1	
Total	1	8	27	38	43	27	20	17	6	4

La moyenne générale de ces 201 exemplaires est de 1,69, le premier quartile de *1,635*, le troisième de *1,755* (écart quartile = 0,12), le premier centile de *1,505* et le dernier de *1,925*. La couleur est cornée-brun. Ces chiffres sont de nouveau très comparables à ceux de III B (Directe) mais, comme nous l'avons dit, cette lignée est peut-être d'origine lacustre.

Enfin, une mare à 1,72, près d'Anet, nous a fourni une génération entièrement comparable à celles de Champion (III A): moyenne

de 1,69, premier quartile *1,639* et troisième quartile *1,749*. La race III peut donc se trouver dans les marécages à types *elophila*, soit à l'état pur, soit mélangée à la race II.

On voit, en conclusion, combien il faut être prudent dans la détermination des *stagnalis* non-lacustres: aux races allongées peuvent correspondre des phénotypes de 1,66-1,70, de même que la race III peut produire des morphoses de 1,72 et, sans doute, même plus.

§ 20. — Quelques élevages complémentaires de populations lacustres.

La même conclusion s'impose en ce qui concerne les lacs: il est bien difficile, sauf sans doute dans le cas de la race V, de dire à quelle race appartient un phénotype donné en nature. Les élevages complémentaires que nous allons analyser maintenant démontrent, en effet, que nos cinq races peuvent exister dans les lacs, et cela sous les allures phénotypiques les plus diverses.

La race I, tout d'abord, s'est trouvée en deux stations dans les lacs de Neuchâtel et de Bienne. Elle existe à la Tène, sous forme *elophila*, dans une population à 1,72. Elle constitue, d'autre part, l'essentiel de la population *turgida-intermedia* (à 1,66) de Cerlier.

La station de la Tène est spécialement intéressante, puisque la race I qui s'y trouve peut être conçue comme le dernier reste, en place, des *subula-vulgaris* du néolithique (qui ont donné naissance, par ailleurs, aux *producta* du Loclat). En effet, si la forme *subula* a disparu de la région avoisinant immédiatement la Tène (sauf à réapparaître en un ou deux rares exemplaires dans des flaques momentanées), la race I a néanmoins persisté dans les phragmitaies fangeuses sous une forme *elophila* identique à celles des marais non-lacustres (voir pl. 5 fig. 69-70). Nous n'avons malheureusement pu élever qu'une génération issue de parents récoltés dans cette station, mais elle suffit à permettre la détermination de la race I, étant donnée la forme très allongée et la couleur albine (voir pl. 5 fig. 1-2):

1,70	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*
1	2	5	6	7	9	4	2

La moyenne de ces 36 exemplaires est de 1,92, le premier quartile de *1,855*, le troisième de *1,965* et les extrêmes de 1,74 et 2,09.

Voici maintenant le type exactement identique, de Cerlier. La couleur est également albine et la forme très allongée (24 exemplaires):

1,70	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*
1	2	4	5	6	3	2	1

La moyenne est de 1,89, le premier quartile de *1,839*, le troisième de *1,949* et les extrêmes de 1,73 et 2,07 (voir pl. 5 fig 3-4).

Quant à la race II, nous avons pu en déceler l'existence dans le lac de Neuchâtel, en élevant une ponte d'œufs récoltée près de Witzwil dans une flaque laissée parmi les roseaux par le retrait du lac. C'est d'ailleurs près de là que nous avons trouvé aussi les parents de la lignée de Witzwil, de race III, étudiée au § 15. Les 45 exemplaires de la première génération se sont trouvés répartis comme suit:

1.65	*1.70*	*1.75*	*1.80*	*1.85*	*1.90*	*1.95*	*2.00*
1	4	10	13	11	3	2	1

La moyenne est de 1,82, le premier quartile de *1,78*, le troisième de *1,88* et les extrêmes de 1,67 et de 2,02. Ce sont donc des indices très comparables à ceux de la lignée de Thielle (II A). En outre, la couleur est d'un beau brun-corné.

On voit donc que les deux races les plus allongées des marais peuvent vivre en eaux lacustres, ce qui indique bien que le lac n'a pas, par ses conditions physico-chimiques particulières, d'effet nécessairement sélectif sur de telles formes.

La race III, outre les lignées étudiées au § 13, s'est retrouvée en deux stations intéressantes, l'une au Port d'Hauterive (Neuchâtel) et l'autre à Cully (Léman). La station d'Hauterive (phénotype *intermedia* à 1,55) présenta ceci de curieux qu'elle est située à guère plus de 20 m. de la station qui a fourni la lignée V: le petit port d'Hauterive est, en effet, abrité par un mur derrière lequel on trouve déjà la population *bodamica*. Les deux populations *intermedia* et *bodamica* peuvent donc être en contact constant, mais chacune préfère ses conditions particulières et le mélange ne se fait que peu. Voici les 25 exemplaires de deux individus de cette station:

1,55	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*
1	6	8	6	2	1	1

La moyenne de ces exemplaires est de 1,69, le premier quartile de *1,645* et le troisième de *1,745*, ce qui permet de comparer cette population à celle de la Maison-Rouge (III B).

Quant aux individus de Cully, ils sont issus d'une population dont le phénotype en nature est de 1,45. La première génération en aquarium présente d'emblée les caractères de la race III: couleur cornée prédominante, avec cependant quelques individus albins montrant l'influence probable de la race IV (comme à Marin, mais le temps nous a manqué pour essayer une ségrégation) et forme allongée. Voici la statistique des 100 exemplaires obtenus en F_1 (voir pl. 5 fig. 5-7):

1,50	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*
2	13	21	33	17	5	5	2	1	1

La moyenne générale est de 1,675, le premier quartile de *1,625* et le troisième de *1,725*, le premier centile de *1,519* et le dernier de *1,989*. Ce sont là, comme on le voit, des indices intermédiaires entre ceux des lignées III A et B (race III en milieux non-lacustres) et ceux des lignées III C-E (milieux lacustres). Une seule exception est à noter: le dernier centile plus élevé dans le cas particulier que dans toutes les lignées de race III étudiées jusqu'ici. Mais un tel fait n'a pas grande signification, étant donné qu'il s'agit d'un individu à 1,97 non développé sexuellement et qui peut constituer un de ces cas d'hypercroissance si fréquents en aquarium.

Passons à la race IV. Le hasard nous a mal servi, au cours de nos premiers élevages, en ce qui concerne cette race. Seules les lignées de Nidau et de Marin IV nous ont, en effet, attesté l'existence de ce génotype. Aussi, avons-nous essayé, au cours de nos élevages complémentaires, de nous procurer quelques renseignements de plus, de manière à déterminer les limites d'écart, en nature, des phénotypes correspondant à la race IV. Nous sommes parvenus, à cet égard, à déceler son existence en six stations diverses et toutes intéressantes. D'abord à Marin, dans la population à 1,41, voisin de celle qui nous a donné la lignée impure étudiée au § 14. Ensuite, dans la baie de St-Blaise (population à 1,38-1,42). Puis dans la Thielle à Thielle même (population *Rhodani* comparable à celle de Nidau). Enfin, dans les lacs de Morat (à Morat même, population à 1,45), de Bienne (Ile de St-Pierre, population à 1,45) et dans

le Léman (à Crans, station à 1,37). On voit que toutes ces populations de race IV sont constituées par des *lacustris* typiques, sauf celles à *Rhodani* (Nidau et Thielle). Un tel résultat est précieux.

La nouvelle population de Marin ne nous retiendra pas longtemps. Il ne s'agit, en effet, que d'un élevage de contrôle. Puisque la lignée étudiée précédemment et récoltée dans une flaque de la grève de Marin a donné, par ségrégation, un génotype III et un génotype IV, nous avons fait l'hypothèse que ce dernier génotype devait se trouver à l'état pur dans la station à 1,41, voisine de celle de la première lignée. Il importait, en effet, de démontrer que cette population de 1,41 n'était pas de race V, mais bien de race IV, sinon on eût été en droit de considérer la lignée du § 14 comme insuffisamment dissociée par nos élevages successifs. L'hypothèse s'est vérifiée. Deux individus récoltés au hasard dans la population de 1,41 et accouplés en aquarium ont donné naissance à 24 individus, dont voici la répartition:

1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*
3	9	8	3	1

La moyenne de ces quelques exemplaires est de 1,55, le premier quartile de *1,525* et le troisième de *1,589*. Ces quelques données, jointes à l'examen morphologique (couleur albine et forme contractée) permettent de diagnostiquer à coup sûr la race IV.

Non loin de là, en différents points de la baie de St-Blaise (Rouges-Terres 1,38 et St-Blaise 1,42), nous avons prélevé au hasard quelques individus (var. *lacustris*) et en avons élevé le frai en aquarium. Les cinq boudins ainsi obtenus ont fourni la répartition suivante (il s'agit donc non de cinq générations successives, mais de cinq familles contemporaines issues de la même population):

	1,40	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*
(1)	2	8	8	4	3		
(2)	2	4	8	3	0	0	1
(3)	1	6	8	3	3	1	
(4)	1	4	3	4	6		
(5)		2	16	16	2	1	
Total	6	24	43	30	14	2	1

Ces cinq familles ont donné des moyennes de 1,51; 1,51; 1,53; 1,54; 1,55 (voir pl. 3 fig. 56-57). La moyenne générale est de 1,538, le premier quartile de *1,50*, le troisième de *1,58*, le premier centile

de *1,419* et le dernier de *1,699*. La couleur est albine et la forme contractée, un peu plus contractée en moyenne que celle des individus provenant des *Rhodani* de Nidau.

Dans la Thielle à Thielle, quelques *Rhodani* typiques (population à 1,48) nous ont fourni la descendance suivante, de couleur albine et de forme très comparable à celle des individus de Nidau:

1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*
4	4	10	3	2

La moyenne de ces 23 exemplaires est de 1,56, le premier quartile de *1,525* et le troisième de *1,595* (voir pl. 3 fig. 54-55).

La population du lac de Morat, qui répond le mieux au type *lacustris* (Morat à 1,45 de moyenne), nous a fourni en aquarium deux générations dont la moyenne générale est de 1,595, le premier quartile de *1,549* et le troisième de *1,635* (voir pl. 3 fig. 52-53). Il s'agit donc d'une lignée de race IV (couleur albine et forme contractée):

1,45	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*
1	4	5	6	3	1

A l'Ile de St-Pierre (lac de Bienne), une population de 1,45 également présente des caractères *lacustris* analogues. La première génération élevée en aquarium nous a fourni la répartition suivante:

1.40	*1.45*	*1.50*	*1.55*	*1.60*	*1.65*
1	5	9	5	6	1

La moyenne est de 1,54, le premier quartile de *1,505* et le troisième de *1,599*. La couleur est albine (voir pl. 3 fig. 49-51).

Enfin, dans le Léman, la race IV se trouve à l'état pur à Crans, dans la station à 1,37 (population la plus contractée du lac). Voici la répartition des individus élevés en aquarium:

1,40	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*
2	3	16	14	14	2	1

La moyenne de ces 52 individus est de 1,56, le premier quartile de *1,529*, le troisième de *1,629* et les exemplaires extrêmes de 1,41 et de 1,70. La couleur de l'animal et de la coquille est typique (albine) et la forme contractée (voir pl. 3 fig. 47-48).

On voit donc, en résumé, que la race IV se présente avec des

indices statistiques relativement constants dans les populations *lacustris* des trois lacs subjurassiens et du Léman.

Voici enfin deux élevages complémentaires de race V. Le premier provient de la population de 1,31 à la Raisse (lac de Neuchâtel). Les deux générations obtenues ont fourni une moyenne de 1,45 (voir pl. 3 fig. 76-77), un premier quartile de *1,425* et un troisième quartile de *1,525* (individus extrêmes 1,33 et 1,56):

1,30	*1,35*	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*
2	3	7	8	7	3

D'autre part, dans la baie de St-Blaise on trouve, sur les glacis, une population à 1,33 intercalée entre des populations de races IV et III. Nous avons tenu à voir si cette forme de 1,33 appartient bien à la race V. C'est le cas: les 12 individus de F_1 présentent une moyenne de 1,44, un premier et un troisième quartiles de *1,39* et *1,49* et des extrêmes de 1,30 et 1,55:

1,30	*1,35*	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*
1	2	3	3	2	1

On voit ainsi que la race V correspond aux phénotypes *bodamica*, oscillant en nature entre 1,30 et 1,36.

§ 21. — Conclusion: les cinq races.

Il nous reste à condenser en quelques tableaux d'ensemble ce que nous avons constaté jusqu'ici de nos cinq races et à chercher à quels phénotypes en nature correspondent chacune d'entre elles.

Une remarque préalable est nécessaire: aucune des lignées que nous avons étudiées n'est exactement identique à une autre. Si ressemblantes que soient entre elles, par exemple, les lignées que nous avons groupées sous le nom de race III, chacune garde son originalité, non seulement en ce qui concerne la couleur, le grain du test, etc., mais encore en ce qui concerne les variations statistiques de l'indice de contraction. Les lignées groupées sous II diffèrent encore plus les unes des autres. A plus forte raison les quelques familles obtenues au cours de nos élevages complémentaires ne rentrent-elles pas sans quelque arbitraire dans les groupes que nous désignions sous le nom de races I à V. Aussi, ne faut-il pas

considérer ces races comme des entités fournies telles quelles par la nature: il y a une part d'interprétation dans leur définition.

Néanmoins, nous croyons que, si irréductibles les unes aux autres que soient toujours les lignées réelles, elles oscillent cependant autour de certaines formes d'équilibre en nombre restreint. C'est pourquoi nous parlons de cinq races, en réservant naturellement la possibilité de races nouvelles, en particulier de races non-lacustres.

Pour vérifier la chose, essayons de grouper en tableaux statistiques l'ensemble des résultats obtenus, en éliminant seulement les hybrides (croisement des races I et V) et les deux premières générations (impures) de la lignée de Marin (§14). Il se peut assurément que les élevages complémentaires contiennent des lignées impures, mais si leur présence n'enlève rien de la netteté des caractères différentiels de nos cinq races, notre démonstration vaudrait *a fortiori* pour des lignées pures.

Si nous confrontons entre elles, tout d'abord, les moyennes obtenues dans les différentes lignées ou familles étudiées, nous obtenons le tableau suivant (les indices moyens sont groupés 5 par 5):

1,40	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
2	1	2	*5*	1	*10*	1	2	*3*	*3*	*3*

On voit d'emblée que ces 33 moyennes oscillent autour de quatre modes, dont les trois premiers correspondent aux indices moyens des races V, IV et III et dont le quatrième correspond aux indices des races II et I.

L'examen de la répartition des premiers quartiles conduit au même résultat:

1,35	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*
2	1	0	*6*	2	10	1	2	2	*4*	*3*

Si maintenant nous faisons la statistique des moyennes par générations, c'est-à-dire en comptant non plus chaque lignée et chaque famille pour 1, mais chaque génération à part (ce qui fait cinq chiffres pour chaque lignée complète et 1, 2 ou 3 chiffres pour les familles des élevages complémentaires, nous obtenons le tableau suivant:

1,40	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*
6	2	5	*12*	10	*22*	11	6	5	*9*	5

Ici de nouveau, nous obtenons donc quatre modes, dont les trois premiers correspondant aux moyennes des races V, IV et III et le quatrième aux races II et I.

Ces chiffres suffisent déjà à attester l'existence de groupes « naturels » correspondant sinon encore à nos cinq races du moins aux races II-V qui sont les seules importantes pour nous. Mais l'argument décisif est fourni par les courbes obtenues en additionnant les cinq groupes d'individus que nous avons désignés sous le nom de races I à V. Voici d'abord le tableau global comprenant aussi bien les élevages complémentaires que les élevages en lignées pures [1]:

Races:	*1,20*	*1,25*	*1,30*	*1,35*	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*	*2,10*
I										3	8	40	128	178	169	104	54	19	2
II									7	32	99	164	207	162	62	25	11	1	
III						7	48	161	306	421	333	194	100	36	15	1			
IV					12	55	147	175	137	57	20	2							
V	1	8	27	103	234	146	70	26	2										

A ne considérer que les élevages en lignées pures (cinq générations successives de chaque lignée), en excluant ainsi les élevages complémentaires, mais en comptant les générations 3-5 de l'élevage de Marin, la répartition obtenue est la suivante:

Races:	*1,20*	*1,25*	*1,30*	*1,35*	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*	*2,10*
I										3	6	29	83	124	107	57	30	8	1
II									6	18	61	115	138	101	38	12	5		
III						6	38	120	241	337	283	167	77	27	10				
IV					3	15	62	105	91	46	17	2							
V	1	8	24	98	224	135	61	22	2										

Il semble ainsi que l'existence d'au moins cinq groupements « naturels » paraisse assurée (voir fig. 10). Tout au moins il semble certain qu'il existe au moins deux races (IV et V) distinctes des trois autres. Ces deux races étant spéciales aux milieux lacustres, leurs caractères différentiels ont pour notre problème une importance fondamentale.

Cherchons maintenant à déterminer à quels phénotypes en nature correspondent nos cinq races. La chose est possible en ce qui concerne les formes lacustres extrêmes. Comme c'est justement

[1] Sur le graphique de la fig. 10, nous avons divisé par deux les chiffres correspondant à la race III. Les élevages de cette race ayant été environ deux fois plus nombreux que ceux des autres races, cette simplification est légitime et permet une comparaison plus facile des courbes entre elles.

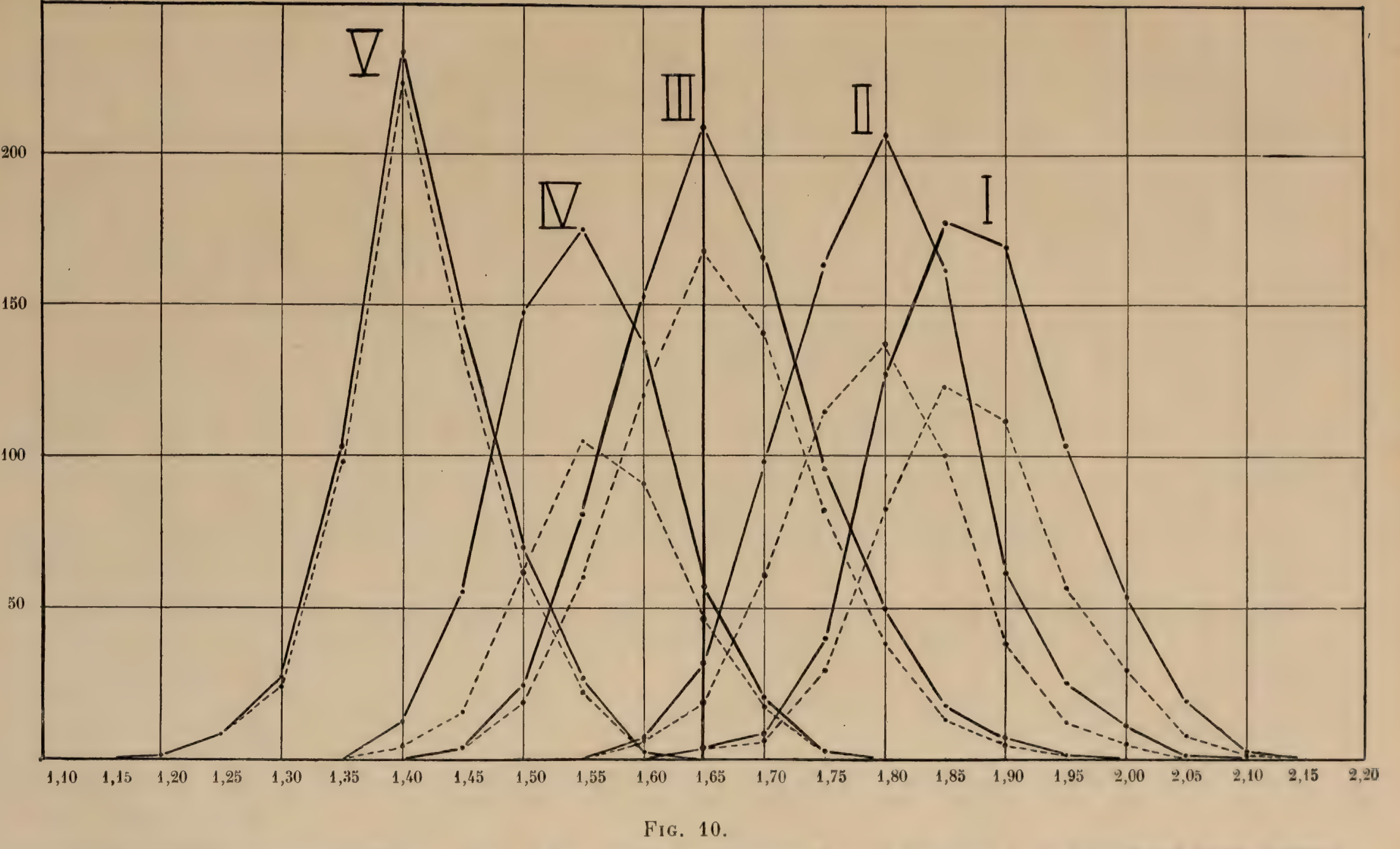


Fig. 10.

Les cinq races obtenues en aquarium. — Les nos des courbes correspondent à ceux des races. — Les courbes à traits continus représentent la totalité des élevages, tandis que les élevages complémentaires sont exclus des courbes à traits pointillés.

sur ce point que la question a le plus d'importance pour nous, il convient de mettre le plus de précision possible à cette détermination. En considérant un à un nos 33 élevages, nous obtenons la correspondance suivante entre le génotype en aquarium et le phénotype en nature.

NNos	Race et moyenne en aquarium		Phénotype en nature
1.	I	(1,89)	*producta* à 1,82 (Loclat).
2.	I	(1,93)	*turgida* à 1,66 (Roche).
3.	I	(1,90)	*elophila* à 1,72 (Noville)
4.	I	(1,87)	type à 1,74 (Cornaux).
5.	I	(1,92)	*elophila* à 1,72 (La Tène).
6.	I	(1,89)	*turgida-intermedia* à 1,66 (Cerlier).
7.	II	(1,83)	type à 1,76 (Thielle: canaux à 1,69-1,82 suivant les stations).
8.	II	(1,78)	type à 1,75 (Champion).
9.	II	(1,84)	type à 1,78 (Monsmier).
10.	II	(1,75)	type à 1,80 ? (lac de Bret).
11.	II	(1,82)	*intermedia* à 1,60 (Grand Marais).
12.	III	(1,69)	*elophila* à 1,72 (Champion).
13.	III	(1,68)	*turgida-intermedia* à 1,58-1,62 (Maison-Rouge).
14.	III	(1,65)	*intermedia-lacustris* à 1,56-1,72 (Colombier).
15.	III	(1,66)	*intermedia* à 1,59 (Rouges-Terres).
16.	III	(1,65)	*intermedia* à 1,63 (Witzwil).
17.	III	(1,72)	*intermedia-lacustris* à 1,50-1,41 (Marin).
18.	III	(1,69)	*turgida* à 1,65 (Payerne).
19.	III	(1,68)	*turgida* à 1,66 ? (Environs de Lyon).
20.	III	(1,69)	*elophila* à 1,72 (Anet).
21.	III	(1,69)	*intermedia* à 1,55 (Port d'Hauterive).
22.	III	(1,67)	*lacustris* à 1,45 (Cully).
23.	IV	(1,60)	*intermedia-lacustris* à 1,50-1,41 (Marin).
24.	IV	(1,55)	*lacustris* à 1,41 (Marin).
25.	IV	(1,58)	*Rhodani* à 1,50 (Nidau).
26.	IV	(1,53)	*lacustris* à 1,38-1,42 (baie de St-Blaise).
27.	IV	(1,56)	*Rhodani* à 1,48 (Thielle).
28.	IV	(1,59)	*lacustris* à 1,45 (Morat).
29.	IV	(1,54)	*lacustris* à 1,45 (Ile de St-Pierre).
30.	IV	(1,56)	*lacustris* à 1,37 (Crans près Nyon).
31.	V	(1,43)	*bodamica* à 1,36 (Port d'Hauterive).
32.	V	(1,44)	*bodamica* à 1,33 (baie de St-Blaise).
33.	V	(1,45)	*bodamica* à 1,31 (La Raisse).

L'inspection de ce tableau conduit à plusieurs conclusions. En premier lieu, on constate que la race V (1,43-1,45 en aquarium) correspond au phénotype *bodamica* en nature. Ce phénotype manque au Léman et aux lacs de Bienne et de Morat: la race V également. Par contre, on peut inférer de cette correspondance l'existence de la race V au Bodan et dans les lacs suédois.

En second lieu, la race IV (1,53-1,60 en aquarium) produit en nature des morphoses de 1,37-1,50, dont les plus contractées sont

des *lacustris* typiques, presque des *bodamica* (1,37 à Crans) et dont les plus allongées sont des *Rhodani* presqu'*intermedia* (Nidau et Marin). Cette race IV existe ainsi dans nos quatre grands lacs, de même probablement que dans le Bodan, dans les lacs danois, scandinaves, américains, etc.

La race III (1,65-1,72 en aquarium) donne, par contre, naissance à des morphoses beaucoup plus variées, à tel point qu'il devient bien difficile d'établir une correspondance terme à terme entre tel phénotype en nature et telle des trois races restantes. Les phénotypes de race III oscillent, en effet, entre 1,42-5 et 1,72. Les morphoses les plus contractées appartenant à cette race sont ainsi des *lacustris* typiques. Il est vrai que les populations de 1,42-5 de Marin, Colombier et Cully ne sont pas pures et que, à côté d'individus de race III, on y trouve des individus de race IV et des hybrides. Mais rien, sinon la couleur foncée ou claire de certains exemplaires, n'indique à coup sûr le mélange des races III et IV. L'élevage est nécessaire pour la détermination exacte et, en nature, les morphoses de race III et celles de race IV convergent pour une grande part. Les morphoses les plus allongées de race III sont au contraire des *elophila* à 1,70-1,72. Enfin, la majorité des phénotypes de cette race consistent en *intermedia-turgida*, telles que les formes de la Maison-Rouge sur lesquelles nous avons si souvent insisté.

Quant aux races II et I, rien ne permet de les diagnostiquer à coup sûr dans la nature. La race II donne naissance aussi bien à des *intermedia* lacustres qu'à des formes allongées de fossés (1,82 dans les canaux de Thielle). La race I, qui est celle des *producta-subula* du Loclat, donne naissance à des morphoses *elophila* à 1,72 et même à des *turgida* (1,66 à Roche) ou à des *intermedia* lacustres 1,66 à Cerlier).

En conclusion: 1° les races I et II sont répandues un peu partout et s'adaptent aux lacs sous des formes *turgida* et *intermedia*; 2° la race III est également commune aux marais et aux lacs, mais présente des adaptations lacustres plus poussées (*intermedia-lacustris*); 3° les races IV et V sont spéciales aux lacs et correspondent respectivement aux phénotypes *lacustris* et *bodamica*.

Ces conclusions peuvent se résumer sous la forme suivante: toutes les races non-lacustres vivent dans les lacs, mais la réciproque n'est pas vraie. En construisant une

courbe des génotypes d'origine lacustre et des génotypes de provenance non-lacustre, on obtient ainsi une répartition calquée en gros sur celle des phénotypes en nature (cf. graphique):

Génotypes	*1,20*	*1,25*	*1,30*	*1,35*	*1,40*	*1,45*	*1,50*	*1,55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*
non-lacustres	.	.	.	.	.	4	22	64	158	243	291
lacustres . .	1	8	27	103	**246**	204	243	**298**	294	270	167

Génotypes	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*	*2,10*
non-lacustres	308	**371**	335	222	115	58	17	2
lacustres	92	64	41	24	15	7	3	

Nous avons classé dans les génotypes non-lacustres les lignées de la Maison-Rouge et de Payerne, bien que les populations des stations-mères contiennent à coup sûr quelques génotypes lacustres. Le résultat total en est d'autant plus probant: si la courbe des génotypes non-lacustres coïncide avec celle des génotypes lacustres sur la droite (formes allongées), la seconde sort notablement des limites extrêmes de la première dans la région des formes contractées.

TROISIÈME PARTIE

ESSAI D'EXPLICATION

Comme nous l'avons déjà vu, toute Limnée, récoltée dans la nature ou élevée en aquarium, présente à la fois des caractères d'ordre phénotypique et des caractères d'ordre génotypique. Autrement dit, l'indice de contraction qui la définit est dû : 1° à une adaptation individuelle, résultat de l'action du milieu durant la croissance de l'animal, et que nous appellerons dorénavant, suivant l'usage, une accomodation; 2° à la contraction moyenne de la race, contraction qui est héréditaire même pour les races lacustres, et que nous appellerons donc dorénavant une adaptation.

Il convient que nous cherchions maintenant à expliquer dans la mesure du possible, le mode de production de ces accomodations et l'origine de ces adaptations. En ce qui concerne le premier point, la question est relativement simple, et peut être abordée par l'expérience. En ce qui concerne l'origine des génotypes, il va de soi que l'expérimentation n'est plus possible. Aussi en serons-nous réduits à une discussion critique des différentes hypothèses évolutionnistes appliquées à notre problème. Mais, loin d'être inutile, une réflexion sur les principes, à condition de ne pas être toute spéculative et de demeurer liée à l'examen des faits, nous paraît importante. Les données relatives à la contraction de la *Limnaea stagnalis* sont, en effet, si simples (par comparaison, cela va de soi, avec les données autrement plus complexes de la plupart des problèmes de variation) qu'elles fournissent, nous semble-t-il, un critère de choix pour juger de la valeur des explications courantes dans le domaine si controversé et si terriblement obscur de l'adaptation.

A. L'EXPLICATION DES ACCOMODATS PAR LA PSYCHOLOGIE DE L'ANIMAL

Que ceux qui connaissent mal la psychologie contemporaine se rassurent : nous ne ferons intervenir ici ni force vitale ni âme. La psychologie est la science des conduites. Chez l'homme, dont les conduites s'accompagnent d'états de conscience directement connaissables, il y a avantage à analyser les comportements à la fois du dedans et du dehors : l'intelligence humaine peut s'étudier ainsi tant par les réactions extérieures de l'organisme (chez le bébé, par exemple, qui ne parle pas encore, mais apprend à se conduire dans l'espace en expérimentant sans cesse au moyen des objets qui l'entourent) que par cette activité intériorisée qui est le jugement ou le raisonnement. Chez l'animal, dont nous ignorons la conscience et ne savons même pas si elle existe, la psychologie se borne à une étude des réactions : réflexes, habitudes, tâtonnements, éventuellement invention de procédés nouveaux, etc. La psychologie des Limnées, ce sera donc l'étude de ses réflexes, inconditionnés ou conditionnés, de ses habitudes acquises, de sa mémoire éventuelle (travaux de Piéron et de Buytendijk), etc.

En psychologie comme en biologie pure (la psychologie n'est à cet égard qu'un chapitre de la biologie), il y a des adaptations héréditaires (les réflexes et les tendances instinctives) et des accomodations non-héréditaires (les réflexes « conditionnés » de Pawlow et les habitudes). Il n'y a donc aucun mystère dans tout cela et nous ne voyons pas pourquoi on aurait peur d'un mot. D'ailleurs, si le mot de « psychologie » gêne le lecteur, qu'il le remplace par « physiologie du système nerveux » ou par ce qu'il voudra : nos conclusions resteront les mêmes.

Nous allons donc tenter d'expliquer les accomodats observés dans la nature (partie I) par la psychologie de nos Limnées : la contraction phénotypique de la coquille nous paraît, en effet, résulter des mouvements de l'animal, ceux-ci étant conditionnés eux-mêmes par le complexe (agitation de l'eau) × (substrat). A cet égard, trois groupes d'expériences de contrôle sont possibles : 1° L'élevage en aquarium de Limnées jeunes ayant commencé leur croissance dans le lac. A ce propos, nous ferons une analyse aussi

complète que possible des réactions motrices de la *Limnaea stagnalis*: réflexes de reptation, de natation, d'accolement, etc., et des habitudes différentielles dues au milieu stagnant et au milieu lacustre. 2° La mesure de la résistance aux secousses: nous chercherons à établir que les formes de lac adhèrent mieux aux supports solides que les formes d'étang, et à voir si cette différence est héréditaire. 3° L'élevage en agitateur d'une race d'eau stagnante pour voir si et jusqu'à quel point, une contraction phénotypique se produit. Ces expériences suffiront à confirmer ce que nous avons établi par la statistique des phénotypes dans la nature: que la contraction par accomodation résulte des mouvements de l'animal exécutés en réponse aux actions du milieu.

§ 22. — Les différentes explications possibles de la contraction de la coquille.

Avant de tenter notre démonstration, il convient naturellement de voir s'il est légitime d'expliquer la contraction par les seuls mouvements de l'animal et si d'autres facteurs ne jouent pas un rôle prépondérant. Indépendamment des énergies héréditaires et de la mécanique embryonnaire — que celle-ci soit gouvernée par celles-là ou soit due à une épigénèse plus ou moins radicale, peu importe ici — un grand nombre de facteurs peuvent intervenir, en effet, durant toute la croissance de la coquille et cela dès la naissance. Essayons de les classer:

1° Les dimensions de la nappe d'eau influent sur la taille, comme nous l'avons vu. Peut-être influent-elles donc aussi sur la forme.

2° La nature chimique de l'eau peut agir de différentes manières sur la coquille. Elle peut tonifier ou affaiblir les muscles de l'animal (le muscle pédieux qui joue un si grand rôle dans l'application aux supports ou le muscle columellaire qui relie l'animal à sa coquille), altérer le métabolisme (et par là changer les dimensions du poumon ou du manteau, ce qui agirait sur la coquille), etc.

3° La nature chimique du substrat: le sol et la végétation dont se nourrit l'animal, par conséquent, agissent sans doute sur le métabolisme, l'épaisseur de la coquille, etc. Presque tous les mollusques du Léman, comme l'a bien observé Favre, ont des coquilles plus minces que ceux du lac de Neuchâtel, en particulier nos Limnées.

Cela peut résulter de la nature du substrat et peut avoir une influence sur la forme elle-même de la coquille.

4° La température agit sans nul doute sur le métabolisme ou de toute autre manière (durée d'incubation, etc.), et peut avoir ainsi une action indirecte sur la contraction.

5° Les parasites, en particulier ceux du foie, le foie étant logé dans la spire.

6° La propreté des eaux a peut-être, et indépendamment de leur composition chimique, un effet sur les habitudes des Limnées: dans une eau sale, l'animal est obligé de monter fréquemment à la surface pour respirer, et, de plus, si l'eau est encombrée de détritus, il ne dilate pas simplement son pneumostome, mais est obligé d'en évaginer les parois, en constituant une sorte de tube, d'où cette échancrure de la coquille qui caractérise une morphose à laquelle nous avons autrefois donné le nom de *laciniosa*.

7° La quantité de nourriture disponible dans le milieu est évidemment importante, et certains auteurs, comme Clessin, attribuent la contraction à la dénutrition.

8° La vitesse de la croissance (que cette vitesse résulte de la quantité de nourriture, de la température ambiante ou de ce qu'on voudra) peut exercer directement une influence sur la forme de la coquille. On parle en conchyliologie de tours de spire « s'accroissant repidement » (forme contractée) ou « s'accroissant très lentement » (forme subulée). Peut-être cet accroissement est-il en rapport avec la vitesse de croissance de l'animal lui-même ?

9° La durée d'incubation, et la durée du séjour de l'animal (sorti de l'œuf) dans le boudin gélatineux qui entoure les œufs. On observe, à cet égard, de grandes différences entre les pontes et entre les individus d'une même ponte. Certains exemplaires séjournent dans l'œuf quelques jours de plus que d'autres. Les uns demeurent ensuite quelques heures seulement dans le boudin d'albumine tandis que d'autres s'y complaisent et s'y nourrissent des jours entiers. Peut-être que la forme initiale résultant de ces différentes habitudes, et bien qu'il s'agisse de coquilles minuscules (un tour et demi de spire) influe sur la croissance et la forme définitive (de même que la marche trop précoce d'un bébé le rendra bancroche pour la vie entière) [1].

[1] On observe, en effet, dès la naissance ces différences de forme d'un individu à l'autre et au sein d'une population de même race.

10° Le mode de respiration (pulmonaire ou cutanée) qui résulte de la configuration du milieu peut jouer un rôle dans la forme du poumon et du manteau, donc de la coquille. Il est clair, en effet, qu'une Limnée vivant à 30 m. de fond ou en eaux sans cesse agitées, ne respire pas comme une Limnée de marais.

11° Les Mollusques lacustres sont presque tous atteints d'albinisme, par opposition aux races non-lacustres de mêmes espèces (*Limnaea stagnalis* et *ovata*; *Valvata antiqua*, etc.). Il y a là l'indice d'une action du milieu qui est peut-être le résultat des facteurs précédents réunis, mais qui peut résulter de processus photochimiques indépendants. Or, il se pourrait que, non pas l'albinisme, mais les phénomènes dont l'albinisme est le symptôme, agissent indirectement sur la contraction.

12° L'agitation de l'eau peut enfin agir (mécaniquement ou en oxygénant le milieu) sur le rythme du cœur, sur la circulation entière et le métabolisme, indépendamment de toute action directe sur la coquille. Ce facteur pourrait constituer une cause indirecte de contraction.

13° Etc., etc.

D'une manière générale, il faut affirmer avec force et nous rappeler sans cesse, tant à propos des accomodations qu'à propos des génotypes, qu'il n'y a pas en biologie de caractères isolés, mais uniquement des complexes de caractères. Ces complexes peuvent présenter les uns par rapport aux autres différents degrés de liberté, allant de la dépendance absolue à l'indépendance absolue (deux cas limites impossibles à déceler) et se différencier eux-mêmes en sous-complexes ou « caractères » plus ou moins indépendants, comme en témoignent les expériences de disjonction mendélienne. Mais jamais on n'est autorisé à parler d'un caractère isolé, parce que jamais on n'est renseigné sur ses attaches réelles avec le reste de l'organisme. Cela est vrai des accommodations comme des caractères génotypiques. C'est donc uniquement à cause de notre ignorance que nous avons dû isoler le caractère « contraction de la coquille » et en faire l'objet unique de nos recherches.

Gardons-nous donc d'éliminer les facteurs précédents, qui tous jouent sans doute leur rôle direct ou indirect, à des degrés divers et selon différentes combinaisons. Nous ne pouvons malheureusement pas mesurer aujourd'hui ce rôle, mais il est possible qu'une analyse expérimentale ou génétique patiente montre un jour que la contrac-

tion est facilitée par la présence de tel ou tel autre caractère, dû lui-même à l'un des facteurs énumérés: la contraction ne peut être ainsi que l'aspect particulier le plus visible d'un ensemble de modifications morphologiques et physiologiques dépendant de toutes les conditions ambiantes.

Mais ce que nous pouvons admettre sans grand risque de nous tromper, c'est que les facteurs énumérés ne suffisent pas à eux seuls à déterminer la contraction de la coquille. Parmi eux il en est certes qui peuvent être nécessaires indirectement à l'apparition de cette contraction: le fait que certains lacs ne possèdent pas de variétés contractées, et que les autres lacs semblent avoir été conquis par ces formes avec une lenteur considérable (cf. les Limnées néolithi ques de la Tène), donne à penser que la contraction, même à titre d'accomodation non héréditaire, peut être retardée ou facilitée par d'autres facteurs que les mouvements de l'animal. Ou bien (ce qui revient au même), ceux-ci dépendent de facteurs complexes, qui débordent la physiologie du seul système nerveux. A moins aussi que le temps explique de tels faits, mais cela revient encore peut-être au même. Donc, si les facteurs en question peuvent faciliter ou retarder le développement des accomodations par contraction, ils ne sauraient constituer à eux seuls la cause de cette contraction. C'est ce que nous allons chercher à montrer maintenant, en reprenant un à un les douze facteurs énumérés.

1° Dimensions de la nappe d'eau. En aquarium, on constate bien que l'exiguïté ou l'encombrement de l'espace disponible, empêchent une croissance normale et par conséquent agissent quelque peu sur la contraction. Mais il ne saurait y avoir là de facteur important en ce qui concerne les lacs: preuve en soit que les formes sublittorales sont d'allongement normal.

2° La composition chimique de l'eau ne suffit pas non plus à expliquer la différence des formes de lac et des formes de marais: à supposer que cette composition ait assez varié du néolithique à nos jours et qu'elle varie suffisamment d'un lac à l'autre, pour expliquer la présence de formes *subula*, dans les dépôts de craie lacustre, ou dans certains grands lacs actuels, l'allongement progressif de la coquille au fur et à mesure qu'on s'éloigne du littoral, pour descendre à 10-30 m., prouve, nous semble-t-il, que ce facteur chimique est inopérant à lui seul.

3° Cet argument vaut aussi, en ce qui concerne la nature chimique

du substrat. En outre, le Léman et le Bodan ont les mêmes substrats géologiques, sans présenter les mêmes populations de Limnées. Le lac de Neuchâtel et le lac de Bienne sont dans le même cas, etc. Que le substrat agisse sur l'épaisseur de la coquille, par l'intermédiaire du pour-cent de calcaire contenu dans les végétaux qui servent de nourriture au Mollusque, c'est bien possible, mais il n'y a pas de relation directe entre l'épaisseur de la coquille et sa forme.

Les coquilles de lac sont, il est vrai, certainement plus épaisses que les coquilles ayant cru dans les étangs. Geyer a même expliqué cette épaisseur comme une réaction au mouvement de l'eau (le manteau secréterait d'autant plus que la coquille est plus exposée, et cela en vertu de la loi d'assimilation fonctionnelle). Mais Favre a montré des exceptions notables à cette règle et, quelle que soit la cause de l'épaississement de la coquille dans les lacs, il semble impossible, au sein d'une même nappe lacustre, de voir de corrélation nette entre la contraction et l'épaisseur; d'un lac à l'autre, il y en a encore moins. Cette corrélation existerait-elle, d'ailleurs, qu'elle ne prouverait nullement que l'épaisseur de la coquille soit cause de sa forme.

4º La température est un facteur fréquemment invoqué par Favre, tant en ce qui concerne les changements faunistiques qui se sont produits du paléolithique à nos jours (évolution des *Valvata*, etc.) qu'eu égard aux caractères spéciaux de la coquille comme, précisément, l'épaisseur. En ce qui concerne la contraction elle-même (sur laquelle Favre ne s'est pas prononcé), nous ne voyons pas quelle relation directe il pourrait y avoir. Si la chaleur favorise la contraction, les formes des marais avoisinant les lacs devraient être plus contractées que celles de la beine; si c'est le froid, les formes sublittorales devraient être moins allongées, etc. Or, c'est le contraire qui se produit.

5º Les parasites du foie, d'après M. G. Dubois, qui a fait une thèse sur les Nématodes des environs de Neuchâtel, sont uniformément répandus chez les exemplaires de lac et de marais. De plus, ils s'attaquent peu aux jeunes et n'agissent guère ainsi qu'à la fin de la croissance.

6º Clessin admet [1] qu'en gros, moins les conditions d'existence sont favorables, plus la spire est contractée. Cela est sans doute

[1] Deutsche Excursions-Mollusken Faune-Nürnberg, 1884, p. 359.

vrai de malformations d'eau stagnante, dont nous avons parlé (§ 4), mais, en règle générale, nous n'arrivons pas à voir de corrélation. A en juger par leur rareté relative et par leur taille, les *Bollingeri* sublittorales sont par exemple plus défavorisées que les *lacustris*: elles sont cependant normales en fait d'allongement.

8° En ce qui concerne la vitesse de la croissance, nous n'avons pu faire d'observations dans la nature. Mais, en aquarium, nous avons cru constater que les variations individuelles ou raciales se faisaient au hasard. Dans un ensemble d'élevages simultanés, par exemple, les formes les plus rapidement adultes ont été des *Rhodani* assez contractées de Nidau (race IV) et des exemplaires typiques de Thielle (race II). Les individus avortés sont, il est vrai, souvent les plus allongés, mais on les reconnaît à leur taille exiguë: or, nous avons montré qu'en règle générale il n'y a aucune relation nette entre la taille et la forme (voir Introduction).

9° La durée d'incubation semble être, elle aussi soumise, en aquarium, aux lois du hasard, du moins d'un individu à l'autre et à température égale (la température accélère certainement le développement de l'œuf, mais comme nous venons de le dire, il n'y a pas de corrélation entre la température et la contraction). A supposer cependant, que le développement embryonnaire soit différent, en moyenne, dans les lacs et les marais, en vertu de conditions spéciales à l'eau des lacs, la présence des formes sublittorales à allongement normal montrerait que ce fait n'a pas d'influence direct sur la forme.

10° et 11° Même raisonnement en ce qui concerne le mode de respiration et en ce qui concerne l'albinisme: les formes sublittorales sont, en effet, albines plus encore que les formes littorales (les formes littorales non-contractées sont fréquemment colorées). D'autre part, plus encore que les *lacustris* ou *bodamica*, elles sont privées de respiration aérienne: or, elles sont normales au point de vue de la forme.

12° Reste le point le plus important: puisque la contraction est bien liée aux conditions du milieu littoral, et que, comme nous l'a montré la statistique des phénotypes en nature, elle est même en corrélation directe avec l'agitation de l'eau, ne pourrait-on pas admettre que cette agitation agit sur la coquille autrement que par l'intermédiaire des réactions motrices de l'animal ? Le rythme du cœur et bien d'autres processus ne peuvent-ils pas être modifiés par le mouvement de l'eau ? Nous croyons à l'existence de tels phéno-

mènes, mais sans voir le moyen de les mesurer. Une analyse physiologique devrait, en tout cas, porter sur des individus qui rempliraient cette double condition d'être exposés à des milieux lacustres différents et d'appartenir à la même race. Il semble bien, en effet, que certains caractères, comme le rythme du cœur, varient d'une race à l'autre. En aquarium, nous avons trouvé, par exemple, une moyenne de 41 battements par minute pour la race V (*bodamica* d'Hauterive) et de 36 battements pour les exemplaires pris au hasard dans les quatre autres races. Mais la différence peut être fortuite; tous les écarts sont grands entre les individus (18 à 57), suivant l'âge, la taille, etc. En outre, nous n'avons trouvé, dans le détail, aucune corrélation entre ce caractère et la contraction de la coquille, ni en comparant nos cinq races entre elles, ni en comparant entre eux les individus d'une même race.

Quoi qu'il en soit de cette dernière question, une chose nous semble claire: on comprend d'emblée comment l'agitation de l'eau agit sur l'indice de contraction de la coquille par l'intermédiaire du système neuro-musculaire, mais on ne comprend pas comment des facteurs de l'ordre des fonctions de nutrition peuvent imprimer une certaine forme, et toujours la même, à cette coquille. De telles causes interviennent sans doute, mais indirectement, en rendant l'individu plus ou moins plastique. Elles sont donc peut-être nécessaires à la production d'une accommodation, quelle qu'elle soit, mais elles ne sont pas suffisantes pour expliquer la forme qu'a prise cette accommodation.

Nous voici donc ramenés, en ce qui concerne tout au moins l'explication des phénotypes, à la notion de cinétogénèse: la forme de la coquille dépend des mouvements de l'animal. L'idée de cinétogénèse est due, comme on le sait, au biologiste américain Cope [1]. A l'action directe des phénomènes physico-chimiques sur les fonctions de nutrition (modifications de taille, de couleur, etc.) et qu'il appelle la physiogénèse, Cope oppose l'action des mouvements de l'animal lui-même, ou cinétogénèse. Cette notion dérive évidemment du grand principe lamarckien de l'usage et du non-usage des organes. Mais elle est plus spéciale, puisqu'elle fait appel non pas à toutes les fonctions, ni au fonctionnement de tous les organes, mais aux seules fonctions de relation et aux organes, en

[1] Cope E. D. *The primary factors of organic evolution*, Chicago, 1904 (1re éd., 1896).

tant que gouvernés par la motricité. C'est donc un cas particulier du principe lamarckien de l'assimilation fonctionnelle, mais appliqué à la motricité seule. La plupart des exemples de Cope sont tirés de l'étude du squelette des Vertébrés et sont d'ailleurs importants pour notre problème, puisqu'il s'agit aussi de relations entre la forme de pièces solides et les mouvements de l'être vivant. Mais Cope a cité, en malacologie même, des faits topiques presque identiques à ceux de nos Limnées. A Ball il emprunte ses réflexions sur l'origine du pli columellaire chez les Gastropodes marins. Si l'on compare, par exemple, la columelle lisse d'un *Fusus parilis* à la columelle plissée d'une *Mitra lineolata* [1], on ne peut s'empêcher de voir, dans la torsion progressive qui a donné naissance à ces plis, le résultat des efforts du muscle adducteur. La coquille des Pélécypodes et, enfin, le célèbre cas de la zone d'impression des *Nautilus* de Hyatt fournissent à Cope ses autres exemples. Bref, Cope a fort bien vu que l'ensemble des caractères conchyliologiques pouvaient exciper d'une explication par cinétogénèse.

N'allons cependant pas trop vite en besogne. Cope, écrivant en 1896, ignorait tout encore des faits expérimentaux qui ont contraint les biologistes à distinguer les accommodations non-héréditaires et les adaptations héréditaires. Ce n'est donc, en cet instant, que pour la contraction-accommodat que nous retenons l'explication par cinétogénèse. A cet égard, rappelons que, le lamarckisme entier serait-il à rejeter du domaine de l'hérédité, il resterait vrai en ce qui concerne les accommodations. Personne ne le conteste d'ailleurs et c'est en quoi nous ne préjugeons pas de la solution du problème de nos génotypes en acceptant les idées de Cope pour les appliquer à l'accommodation. Disons encore que si Cope a le grand mérite, à nos yeux, de montrer que la cinétogénèse postule la psychologie — les mouvements de l'animal résultent de ses habitudes acquises autant que de ses réflexes — il a malheureusement opéré en psychologie à coup de spéculations (cf. l'« archæsthétisme » ou conscience vitale !) plus que par la méthode expérimentale.

Quant au problème spécial de nos Limnées, c'est à Geyer que revient le mérite d'avoir compris, sans connaître Cope, que la contraction de la coquille ne saurait s'expliquer autrement que par

[1] *Op. cit.*, p. 255-261.

[2] *Die Weichtiere Deutschlands*. Naturw. Wegweiser. Hrsg. v. K. Lampert. Ser. A. Bd. 6, 1909. Stuttgart. Voir pp. 42 et 44.

cinétogénèse. Exposé aux vagues, dit-il [2], l'animal s'applique contre son support, d'où un effort constant du muscle columellaire qui contracte la spire tout au cours de la croissance. Cette explication paraît si évidente, que nous l'avons trouvée nous-même peu après (non avant !) le début de nos présentes recherches, et cela sans savoir que Geyer en faisait usage depuis longtemps. Si nous indiquons ce détail, c'est pour montrer combien l'observation conduit, indépendamment de tout *a priori*, à cette interprétation. Mais si Cope exagère peut-être la portée de la psychologie, Geyer n'en fait pas toujours un usage suffisant. Il n'y a pas, en effet, qu'un réflexe mécanique dans la réponse de la Limnée aux vagues. L'animal acquiert, durant sa croissance, des habitudes diverses (comme nous l'avons vu, les réponses à une agitation légère de l'eau sont également diverses et peuvent conduire à des formes *subula* autant qu'à la var. *lacustris*) et ces habitudes peuvent jouer chacune un rôle dans le polymorphisme de notre espèce. Aussi convient-il maintenant de procéder à une analyse aussi complète que possible des réactions motrices de l'animal.

§ 23. — Les réactions motrices et la psychologie de la Limnée.

Nous allons chercher à décrire, dans les grandes lignes, l'ensemble des comportements de la *Limnaea stagnalis*, et noterons lesquelles parmi ces conduites, peuvent jouer un rôle dans l'indice de contraction de la coquille.

Il faut, nous semble-t-il, classer en trois grands groupes les réactions psychologiques de notre espèce: en premier lieu, les réactions réflexes (ou instinctives, l'instinct ne constituant qu'une complication des réflexes) et les tropismes, qui sont héréditaires; en second lieu, les habitudes (avec les réflexes conditionnés et la mémoire motrice), qui s'acquièrent au cours de la croissance, au contact du milieu et sans préformation héréditaire; en troisième lieu, les faits de tâtonnements ou d'accommodation motrice aux circonstances nouvelles. Ces dernières conduites sont également acquises et constituent le simple prolongement des faits d'habitude, soit qu'il s'agisse de la formation d'une habitude nouvelle, soit qu'il y ait essai d'application des cycles moteurs habituels à des circons-

tances nouvelles. La limite la plus importante pour nous est donc celle qui sépare les habitudes et les réflexes, car les réflexes sont les mêmes pour tous les individus de l'espèce ou de telle ou telle race considérée, tandis que les habitudes peuvent se plier aux différents milieux et différeront ainsi d'une population à l'autre (ce qui n'empêche pas, naturellement, certaines habitudes d'être néanmoins communes à toutes ces populations).

Voici la série des réflexes observés:

1º Les réflèxes sexuels, sans intérêt pour nous. Notons seulement que l'individu qui poursuit son partenaire et va donc jouer le rôle de mâle, est loin d'avoir une science infuse des mouvements à exécuter. Les premiers accouplements témoignent même d'une curieuse maladresse. Le mâle (appelons ainsi celui qui fonctionne comme tel) monte sur la coquille de la femelle et s'y fixe solidement, le plus près possible du labre. Mais il ne sait ni de quel côté diriger son pénis (il cherche tantôt aux environs du tentacule droit, tantôt aux environs du gauche), ni surtout dans quel orifice. Nous avons vu des individus plonger leur pénis dans le pneumostome de la femelle et même chercher à pénétrer dans sa bouche. Après de tels échecs, le prétendant remonte sur la coquille de son partenaire pour reprendre ses essais, un instant après, dans une autre direction. Mais souvent il trouve alors la femelle retirée dans sa coquille, souffrant d'une contracture qui peut durer quelque temps. Même quand l'accouplement est normal, le retrait du manteau de la femelle se prolonge, souvent des heures après l'acte.

De tels comportements ne peuvent jouer de rôle dans la contraction de la coquille. Mais peut-être les « ratés » dont nous venons de parler expliquent-ils certaines malformations de l'ouverture, qui seraient dues ainsi à des contractures de l'animal, lors d'accouplements précédant la maturité de la coquille.

2º Les réflexes de nutrition. Dès sa sortie de l'œuf et durant toute sa vie, l'animal racle avec sa radule la surface des corps sur lesquels il rampe et dévore ainsi les microphytes ou les feuilles de macrophytes. L'alternance de la préhension et de la déglutition des aliments imprime au mufle un mouvement rythmique d'avance et de recul. Pendant cette opération, le pied est étalé, appliqué contre le support et la coquille plus ou moins immobile, le bord de l'ouverture (surtout le bord inférieur), reposant presque sur la nuque et

le dos de la bête et restant ainsi exposé à des frottements continus de la part de l'animal lui-même ou des corps environnants [1].

Ces circonstances expliquent assurément beaucoup de choses. Dans un étang fangeux, la nourriture étant plus ou moins recouverte et le mufle devant plonger sans cesse dans la vase, il va de soi que le labre, frôlant continuellement le sol, aura tendance à s'évaser et même à se retrousser (f. *ampliata-turgida*). Sur des supports pierreux, comme les plages de galets ou les petits rochers qu'habitent les variétés *lacustris* et *bodamica* dans les lacs, le phénomène sera bien plus net encore. Durant les moments de forte agitation de l'eau, l'animal est appliqué contre la pierre et ne mange pas. Mais même en temps normal, c'est-à-dire quand la Limnée peut se nourrir (en aquarium l'animal mange à peu près tout le temps), il va de soi que l'eau n'est presque jamais rigoureusement immobile. Le labre est donc sans cesse menacé de heurter la pierre que la bête est en train de lécher, d'où cet évasement de l'ouverture si caractéristique des coquilles de lac. Au contraire, quand l'animal se nourrit sur les plantes, le problème est de se faufiler perpétuellement entre deux tiges ou deux feuilles: loin d'avoir tendance à s'écarter du dos de l'animal, le labre et son manteau se rapprochent donc du corps de la bête, d'où ces ouvertures étroites et souvent même tordues des individus vivant parmi les macrophytes. Nous retrouverons d'ailleurs ces remarques à propos de la reptation, mais il importe de comprendre que pendant la nutrition même, la position de l'animal allant de pair avec les mouvements du mufle, suffit déjà à conditionner en partie la forme de la coquille.

3° Les réflexes de respiration. Les Limnées sont des pulmonés qui, en circonstances normales, viennent respirer l'air en nature à la surface. Dès les instants qui suivent la naissance, les jeunes sortent même de l'eau et, soit dit entre parenthèses, s'aventurent parfois si loin qu'elles sont desséchées par l'air ou par un rayon de soleil surgissant à l'improviste. Les adultes, au contraire, ne sortent que peu de l'eau et n'en sortent même que quand elle se corrompt et que l'asphyxie est proche. En temps habituel, l'animal ne paraît pas revenir à la surface à intervalles fixes; mais dès qu'il touche le fil de l'eau, le pneumostome s'ouvre brusquement, en faisant entendre

[1] Or, il ne faut pas oublier que le manteau de l'animal double le labre de la coquille jusqu'à son extrême bord, puisque c'est là même que le manteau sécrète sans cesse la coquille, au cours de la croissance.

un bruit caractéristique, qui ressemble au son d'une goutte de pluie tombant sur une flaque. Suivant la position de l'animal, le pneumostome s'ouvre sans plus, ou s'évagine légèrement en constituant une sorte de tube, qui se dirige vers la surface et s'ouvre au contact de l'air. Quant aux exemplaires de lacs, il va de soi qu'ils ont beaucoup moins souvent l'occasion de respirer à la surface, et cela d'autant plus que l'eau est agitée ou que l'animal vit sous le littoral. Aussi, faut-il admettre que les individus sublittoraux et certains individus littoraux respirent sans plus l'oxygène de l'eau, à la manière des Limnées abyssales.

Ces phénomènes, en tant que purement physiologiques, n'ont, comme nous l'avons vu, aucune influence directe sur la contraction de la coquille, puisque les formes les plus profondes (10-30 m.) sont les plus allongées. Mais les réflexes mêmes de la respiration ne sauraient-ils pas modeler en partie la coquille ? En ce qui concerne les formes d'eau stagnante, le jeu continuel du pneumostome agit indirectement sur l'indice de contraction en conditionnant quelque peu la forme de l'ouverture. Les formes les plus typiques présentent, en effet, au sommet du bord extérieur du labre, un certain angle et une légère échancrure qui correspondent précisément à l'ouverture du poumon dans le manteau. Or, on observe au moins deux types de variations à cet égard. Chez les *turgida*, *angulosa* et *elophila*, cet angle s'accentue et donne à l'ouverture une forme quadrangulaire. Chez les *laciniosa* [1], l'angle disparaît, mais le labre est creusé par une profonde échancrure. Ne serait-ce pas que chez les premiers, qui habitent en général des marécages encombrés, le poumon reste longtemps gonflé d'air, sans s'ouvrir, et que chez les seconds (qui habitaient quand je les ai recueillis une mare peu profonde, mais couverte de détritus végétaux) le tube, dû à l'évagination du pneumostome, se produit plus fréquemment que de coutume ? Quoi qu'il en soit du détail de ces explications, le facteur de cinétogénèse auquel elles font appel nous paraît seul capable de rendre compte de ces variations.

[1] PIAGET, J. *Note sur trois variétés nouvelles de mollusques suisses*. Journal de Conchyl. vol. 59. 1911. p. 337. Nous avons appelé ainsi la forme du Lac Vert à Begnins (Vaud). M. FAVRE ne l'a pas retrouvée et nous reproche d'avoir donné un nom à un individu aberrant. Or, les quelque 20 exemplaires que nous avons recueilli en 1910 présentaient ce phénomène, alors que les spécimens plus récents de FAVRE ne le présentent, en effet, plus. Il s'agit donc simplement d'un phénotype, lié sans doute à l'état de propreté de la mare, qui peut varier chaque saison ou chaque année.

Or, la chose a sa petite importance, puisque, dans les variétés de lac, l'ouverture est précisément d'autant plus carrée que l'animal vit en eau agitée. Chez les *bodamica*, le labre remonte même au-dessus du point d'insertion, pour atteindre son sommet à l'endroit précis de l'ouverture du poumon. Ne serait-ce pas que ces animaux conservent leur poumon aussi gonflé que possible au lieu de renouveler sans cesse leur provision d'air comme le font les individus d'étangs ? Ce sont là d'ailleurs de simples conjectures, car il se pourrait que la forme quadrangulaire de l'ouverture résultât directement de la contraction de la coquille, au lieu de favoriser cette contraction. Mais, ce qui rend l'explication vraisemblable, c'est que chez les *bodamica* d'aquarium, la contraction générale demeure seule, l'angle en question disparaissant : en effet, en aquarium, la respiration est normale.

4° Les réflexes de reptation. Avec l'analyse de la marche de l'animal, nous abordons la description des conditions fondamentales de contraction ou d'allongement de la coquille. Sauf quand la nutrition l'absorbe au point de l'immobiliser, la Limnée est, en effet, presque constamment en marche, marche très lente lorsqu'il y a espoir immédiat de nourriture, rapide et même vive lorsque l'animal n'est pas prêt à manger. Or, la marche agit de trois manières sur la coquille : 1° en imprimant une certaine forme à la sole pédieuse et par là indirectement à l'ouverture ; 2° en soumettant la columelle et, par là, la spire entière, à une traction constante, puisque l'animal tire sans cesse sa coquille après lui ; 3° en exposant le labre à des frictions diverses, qui tendent à l'évaser ou au contraire à amincir l'ouverture. Reprenons ces trois points.

Le pied, tout d'abord, est en principe étendu, adhérant aux supports de toute sa surface. Il glisse le long des corps, sans mouvement apparent et en sécrétant un léger mucus. Ovale et presque triangulaire quand la marche est lente, il s'allonge et s'amincit quand l'allure augmente. Cela étant, de nombreuses habitudes vont naturellement se greffer sur ces mouvements réflexes : suivant que la marche ordinaire a lieu sur la pierre, sur la vase ou sur les plantes, la sole pédieuse acquerra, il va de soi, une certaine mémoire motrice lui imprimant une certaine forme moyenne.

La traction de la coquille, en second lieu, varie aussi beaucoup. Quand la marche est lente, la coquille reste presque immobile et dans la position que nous avons décrite à propos de la nutrition.

Mais quand la vitesse s'accroît ou que la marche a lieu en hauteur, la coquille est sans cesse en mouvement, selon un rythme dû à l'activité du muscle columellaire: elle recule légèrement, pendant que l'animal avance en relâchant le muscle, puis est ramenée brusquement sur le dos de la bête par une traction du muscle, et ainsi de suite. Dans les montées, on peut même distinguer trois phases, parce que la coquille est projetée, par une sorte de secousse, plus haut que l'animal lui-même, avant d'être ramenée sur sa nuque, puis abandonnée un instant derrière lui (voir fig. 11). Il va de soi que,

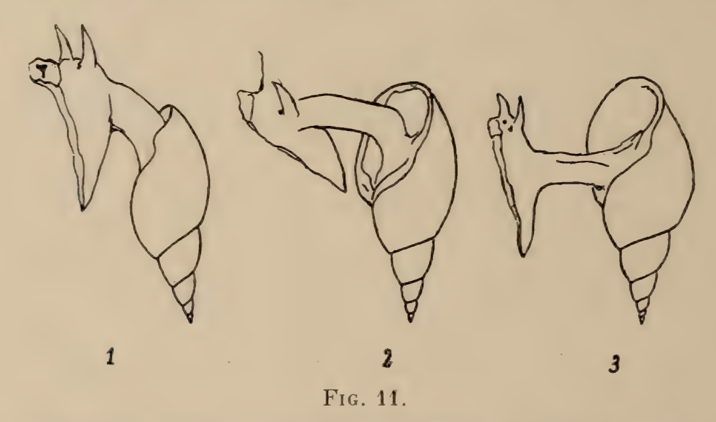


Fig. 11.

Trois phases successives des mouvements de l'animal montant le long d'une plante.

ici de nouveau, une série d'habitudes différentes s'acquièrent suivant la nature mécanique du substrat et conditionnent, chacune à sa manière, la forme de la coquille.

Enfin, le labre est exposé de diverses façons: frisant le dos de l'animal et même le sol, quand la reptation est lente sur un support plat, il évite tout frottement de ce genre quand la marche a lieu au milieu de feuilles ou de tiges. Dans ce dernier cas, le dernier tour de spire subit au contraire une pression de l'extérieur, bien distincte de l'action sur le labre même exercée par les substrats solides.

Aux réflexes de reptation, il faut joindre la natation. Il s'agit d'un comportement à peine différent de la marche proprement dite: lorsque l'animal touche la surface de l'eau, il lui arrive de nager sans plus, la sole pédieuse glissant strictement au fil de l'eau et la coquille pendant au-dessous. Le pied est immobile en apparence, mais sécrète une pellicule de mucus et se plisse en une série d'ondula-

tions très fines qui expliquent précisément le mouvement de la bête. En fait, l'animal marche sur une paroi solide, la tension superficielle de l'eau tenant lieu de support. C'est pourquoi la natation n'est qu'un cas particulier de la marche. Mais il est utile de distinguer ce comportement des précédents, parce qu'il donne naissance à des habitudes distinctes en eaux stagnantes et en milieux lacustres. Notons enfin que, sans qu'il s'agisse ici d'un réflexe proprement dit, un tel comportement apparaît très tôt: le lendemain de la naissance, nous avons observé des individus de toutes races se livrer déjà à cet exercice, en aquarium.

5° Le réflexe patellaire. Nous appellerons ainsi[1] le réflexe que présente l'animal dès que lui-même ou sa coquille subissent le moindre heurt dû aux corps environnants, ou la moindre secousse due aux mouvements de l'eau: l'animal s'applique alors contre son support en faisant ventouse avec la sole pédieuse et en rabattant la coquille aussi complètement que possible, c'est-à-dire jusqu'à ce que le labre touche le sol et que la bête soit entièrement cachée. Il serait donc faux de dire simplement que l'animal rentre dans sa coquille: il ne cherche nullement à lâcher le support, et s'y applique au contraire. C'est pourquoi nous distinguons ce réflexe du suivant, mais tous deux, cela va de soi, sont des réflexes de défense, analogues à celui de l'escargot qui se retire dans sa maison. Notons encore que ce réflexe est à peine esquissé, lors des petites secousses, la coquille se rabattant simplement sur la nuque de l'animal, mais ne s'appliquant pas sur le sol. Mais si la secousse augmente, non seulement la coquille pèse sur le support jusqu'à effriter son labre, mais le pied fait ventouse à la manière de celui d'une *Patella* ou d'un *Ancylus*. Il m'est arrivé, par exemple, de voir une Limnée, que j'avais consciencieusement secouée au moyen du dynamomètre confectionné à cet usage, ne plus pouvoir se détacher elle-même pendant quelques minutes: au va et vient de la coquille, j'ai bien constaté que l'animal faisait effort pour avancer, mais la sole restait étalée et immobile, collée au verre par son mucus, et l'effet de ventouse ainsi produit.

C'est à ce réflexe patellaire que Geyer attribue la contraction de la coquille. Effectivement, il a pour résultat nécessaire de dilater

[1] En pensant à la *Patella*, marine, qui en présente sans doute le plus bel exemple.

l'ouverture (par pression sur le support) et de contracter la spire (par tension du muscle columellaire).

6° Le réflexe de retrait est également un réflexe de protection, mais inverse: l'animal lâche le support et se retire dans sa coquille [1]. C'est ce qui arrive lorsqu'une secousse le surprend sur un support flexible, ou lorsque la force du heurt est telle que le réflexe patellaire ne joue plus. Il va de soi que dans un milieu lacustre ce comportement est très dangereux: si l'animal ne tombe pas par hasard dans une fente ou un trou, il risque, à brève échéance, le bris de l'extrémité de la spire et par conséquent une blessure au foie. En eaux stagnantes c'est par contre un bon moyen de protection, sauf à ce que l'insecte qui a donné la secousse ne retrouve la Limnée, n'entre dans la coquille et ne dévore l'animal à son aise.

Lors du retrait de l'animal comme d'ailleurs lors du réflexe patellaire, l'air contenu dans le poumon est en général expulsé violemment. Ce phénomène se produit également lorsque l'animal, nageant au fil de l'eau, se laisse brusquement choir (si l'eau se ride, par exemple). Ce comportement de la descente brusquée provient d'une habitude qui est venue se greffer sur le réflexe de retrait, ou le même réflexe, en circonstances différentes.

7° Le reflexe du sommeil. Comme l'a montré M. Claparède, en une théorie célèbre, le sommeil est un instinct, ce qui signifie qu'il n'est pas le produit direct d'une intoxication, mais un réflexe de défense contre cette intoxication. On peut, nous semble-t-il, rapporter au sommeil la conduite de nos Limnées lorsque, sans aucune cause extérieure, elles se retirent à moitié: le pied forme alors, en guise d'opercule, une sorte de bouclier bombé, qui bouche l'ouverture de la coquille. Dans ces sommeils légers, l'extrémité postérieure du pied reste hors de la coquille et accroché au support: la Limnée n'est ainsi qu'à moitié collée contre le verre de l'aquarium, et un rien la fait chuter. Mais, dans certaines circonstances, et essentiellement sous l'influence du froid, l'animal se retire complètement dans sa maison, le pied faisant toujours opercule, et le sommeil dure des jours entiers ou des semaines. J'ai observé la chose en aquarium, dans des chambres à 2-3°, et surtout en nature, pendant l'hiver. De même, lorsque les mares se dessèchent en été, l'animal prend

[1] C'est le réflexe propre aux Escargots ou aux Mollusques aquatiques operculés.

cette position, et reprend vie allègrement dès que l'eau revient... si elle revient avant la dessication complète de la bête.

C'est peut-être à ce réflexe qu'il faut rapporter un comportement curieux, qui est très régulier en aquarium: dès que l'eau se refroidit brusquement (par exemple lorsqu'on change l'eau en hiver) tous les individus descendent au fond du bocal et y restent immobiles.

A côté de ces réflexes, communs à toutes les races, il faut noter l'existence de tropismes (ou tendances réflexes) spéciaux à chaque race. Nous y reviendrons après avoir examiné ces habitudes. Passons donc maintenant à la question des habitudes. Il importe, en effet, de se rappeler que les grands réflexes énumérés à l'instant, ne constituent pas autre chose qu'un canevas, un thème commun, sur lequel les conditions ambiantes vont broder un ensemble de variations de détail. Tout d'abord, à lui seul, un réflexe n'est pas le comportement rigide et automatique qu'ont décrit les premiers physiologistes, mais une conduite qui s'affermit en s'exerçant. Comme cet exercice dépend du milieu, il va de soi, par exemple, que le réflexe patellaire prédominera sur le réflexe de retrait dans les lacs, et que l'inverse se produira dans les marais. C'est ce que nous chercherons à contrôler par l'expérience (§ 24). Mais ensuite, sur chaque réflexe peuvent se greffer ces associations sensori-motrices que Pawlow a appelé les réflexes conditionnés. De même que le Chien apprend à saliver (par dressage et expérience) au son d'une cloche ou à la vue de certains signaux qui annoncent son repas, de même la Limnée apprend, au contact des différents milieux, à compliquer sa marche de telle ou telle façon [1]. Il y a là un second élément de différenciation qui peut expliquer comment les mêmes réflexes innés donnent, en milieux distincts, des résultats opposés à cause de la forme de la coquille. En troisième lieu, et par simple prolongement des réflexes conditionnés, des habitudes réellement nouvelles peuvent se constituer chez la Limnée, et accentuer ainsi la différenciation dont nous venons de parler.

A cet égard, deux groupes d'expériences, importantes pour nous, attestent l'existence d'un certain pouvoir d'acquisition et de mémoire motrice de la Limnée. Ce sont d'abord les belles expériences de Piéron, résumées dans son livre connu sur « L'Evolution de la

[1] E. L. Thompson a démontré l'existence du réflexe conditionné chez les *Physa* (donc des Limnaeidés), par association d'une pression du pied avec un stimulus alimentaire.

mémoire » (Paris, 1918) et qui prouvent que « les lois générales de la mémoire associative (période d'établissement et période d'évanouissement de la liaison mnémonique) se trouvent identiques » chez le Mollusque et chez l'Homme [1]. C'est ensuite l'ingénieuse expérience de Buytendijk (*La Psychol. des Animaux*, Payot, 1928, p. 182-4). Cet auteur place, en conditions identiques et hors de l'eau, des Limnées [2] sur le dos, et constate que le temps nécessaire pour que l'animal se retourne diminue au fur et à mesure des nouveaux essais, ce qui met en évidence l'acquisition d'une habitude. De plus, l'expérience de Buytendijk montre (ce qui est très intéressant) que si on arrache violemment la Limnée de son support après qu'elle se soit retournée, l'habitude du retournement rapide ne s'acquiert pas aussi vite, ni même pas du tout: cela prouve que l'habitude ne se forme qu'en fonction d'un résultat agréable (le retour à l'eau) et ne se constitue pas lorsque le résultat est pénible (l'arrachement d'une Limnée constitue une « excitation désagréable »).

Cette plasticité mnésique de la Limnée montre assez combien la diversité des milieux est de nature à compliquer les réflexes dont nous avons parlé et à constituer ainsi une série indéfinie de types distincts de cinétogénèse. Reprenons un à un, à cet égard, nos réflexes fondamentaux pour voir quelles habitudes peuvent se greffer sur eux:

1° Habitudes sexuelles. En vertu de facteurs difficiles à analyser, les individus diffèrent plus ou moins entre eux quant à leurs habitudes sexuelles: chez les uns l'accouplement est de règle, chez d'autres l'autofécondation prédomine. Cela ne nous intéresse pas ici, étant sans influence sur la cinétogénèse.

2° Habitudes de nutrition. La nourriture varie beaucoup d'une population à l'autre. Sur les plages caillouteuses l'animal se borne à lécher continuellement la surface des pierres. Dans les mares fangeuses ou les stations sublittorales, la nourriture se trouve à même dans la vase. Dans les étangs ou les prairies de potamots, l'animal lèche les tiges des macrophytes ou dévore même les feuilles en demi-décomposition, etc., etc. D'où une série d'habitudes motrices très différentes d'un milieu à l'autre. Nous avons, par exemple, toujours quelque peine à habituer un individu provenant du lac à manger de la salade en aquarium, alors qu'un exemplaire de marais

[1] Voir pour le détail Arch. psychol. 1909 (IX) p. 39.
[2] Le traducteur français les a appelées « limaces » !

s'attaque immédiatement aux parties demi-pourries de la feuille: le premier passe quelques heures à ramper sur les parois du bocal (même si le bocal vient d'être stérilisé), tandis que le second passe d'emblée sur les plantes. Dans le détail de la poursuite de la nourriture on observe de même des coordinations bien réglées: tel individu monte par exemple en ligne droite le long d'une paroi de verre. Il heurte avec l'extrémité gauche de son mufle un morceau de fiente. La bête se dirige aussitôt dans cette direction, mais dès le contact avec la bouche, l'animal se détourne et reprend sa direction première. Si c'est au contraire une croûte d'algues ou une feuille de salade qui sont ainsi perçues, la bête s'y précipite jusqu'à ce qu'elle trouve une position convenable, et s'y immobilise pour manger. Bref, il est évident que dans chaque milieu distinct, la Limnée acquiert un ensemble d'habitudes sensori-motrices, en fonction de la nourriture choisie, et quelle que soit la race et par conséquent les réflexes innés de l'individu. Il y a là déjà de quoi expliquer par cinétogenèse le pourquoi des phénotypes si divers que peut prendre un même génotype.

3° Habitudes de respiration. Il n'y a pas ici d'habitudes bien nouvelles, par rapport au réflexe lui-même: tout ce qu'on peut dire, c'est que les réflexes du pneumostome sont ou bien exercés continuellement, parce que le milieu s'y prête, ou inhibés à cause de l'agitation de l'eau et de l'habitat sublittoral, d'où les conséquences possibles que nous avons eues.

4° Habitudes ds reptation. Sur ce point, par contre, comme à propos de la nutrition, les plus grandes différences existent suivant les milieux, et l'on peut distinguer, à côté des réflexes communs à tous les individus, des habitudes spéciales chez chaque phénotype. Reprenons à cet égard les trois questions du pied, du muscle columellaire et du labre.

En ce qui concerne le pied, nous avons observé les habitudes différentielles suivantes. Certains individus lacustres dont le pied est énorme, comparé au reste de l'animal (ici la grandeur du pied est affaire d'hérédité, mais il peut y avoir aussi un développement plus ou moins grand de la sole pédieuse par simple accomodation) rampent en changeant constamment la surface d'adhérence de la sole, par rétrécissements et dilatations successives: en un premier temps la sole est étalée et le bord inférieur de la coquille situé sur la nuque de l'animal, puis le pied se rétrécit en avançant de quelques

millimètres, pendant que la coquille recule, et enfin, en un troisième temps, la sole s'étale à nouveau et la coquille est ramenée au niveau actuel de la tête. Ce mouvement rythmique de la sole pédieuse n'est qu'une habitude acquise: les *bodamica* d'aquarium ne s'y livrent pas. Sans doute faut-il voir là un résultat de l'agitation de l'eau: l'agitation du milieu exige en effet une constante tension du pied. Or, cette habitude rejaillit évidemment sur la forme de la coquille, qui est beaucoup plus près du sol, en un tel cas, que dans la marche normale[1].

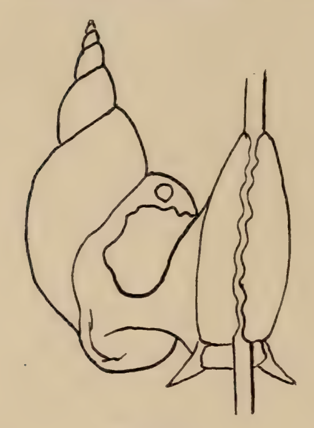


Fig. 12.

Limnée enveloppant de son pied la tige le long de laquelle elle rampe.

Chez les formes d'étang, et, en temps ordinaire, chez les formes de lac, le pied glisse sans plus le long de son support.

Quant aux individus vivant sur les plantes, on assiste chez eux à la formation d'habitudes spéciales de caractère inverse et d'un grand intérêt également au point de vue de la cinétogenèse. Leur pied devient, en effet, enveloppant: lorsqu'ils grimpent le long d'une tige, la sole entoure presque complètement le support et constitue ainsi une sorte de long tube plus ou moins fermé (voir fig. 12). Il y a là naturellement une habitude que les individus des plages caillouteuses n'ont jamais l'occasion d'acquérir (bien que les *bodamica* d'aquarium y soient naturellement aptes). Or, il s'agit d'une habitude véritable et non d'une attitude occasionelle. Il est facile, en effet, d'observer comment l'enveloppement, une fois devenu usuel, est commandé d'avance par la perception d'un signal, à la manière des purs réflexes conditionnés. Voici, par exemple, un individu né en étang et transporté en aquarium. Il explore le bocal avec une grande agilité. A un moment donné, alors qu'il rampait jusque là sur le verre et maintenait par conséquent sa sole entièrement plate, il perçoit un corps dur et lâche la paroi de verre pour diriger son mufle dans la direction de cet objet. A cet instant la sole est encore

[1] On observe ces mêmes phénomènes chez des formes d'étangs qu'on a préalablement secouées quelque peu.

en position normale, bien que n'adhérant plus au verre sinon par la queue seule (l'extrémité postérieure). Mais le mufle venant à heurter l'extrémité de la spire d'un autre individu, une rainure se forme instantanément d'un bout à l'autre du pied, et l'animal enfourche ainsi la coquille rencontrée, en enveloppant de son pied cette spire tout comme une vulgaire tige. On voit par cet exemple comment la perception tactile d'un objet pointu et mince a déclenché sans plus le réflexe conditionné d'enveloppement. De même, et toujours pour prouver qu'il s'agit bien là d'une habitude stable, il arrive fréquemment qu'un individu qui vient d'être transporté d'un étang dans un aquarium se livre à de fausses manœuvres pour résister aux secousses: appliqué contre le verre, il le lâche en partie, au premier choc que j'imprime au bocal, pour replier l'un contre l'autre les deux bords extérieurs de sa sole. Il fait tube, ainsi, au lieu de s'appliquer contre le verre ! C'est là, évidemment, une erreur analogue à celle des femmes qui, déguisées en hommes, écartent les genoux pour retenir les objets tombant de leurs mains, comme si elles avaient encore leur robe. C'est, autrement dit, un automatisme habituel et non un réflexe, ni une attitude inventée sur place: habituée aux tiges, la Limnée perd la tête, si l'on peut s'exprimer ainsi, lorsqu'elle est sur un support solide.

De même, en marchant sur le verre, il arrive que des individus fraîchement importés d'étangs, conservent une raînure longitudinale au milieu de leur pied.

Il va de soi que ces conduites ont une grande importance en ce qui concerne la cinétogénèse. Le pied étalé d'un individu vivant sur la vase ou sur les rochers tend à donner à la coquille une forme *turgida* ou *lacustris*. Le pied enveloppant des individus d'étangs à eaux libres et à plantes flottantes donne à l'ouverture de la coquille une forme étroite et allongée. La torsion de l'ouverture tient à des facteurs de même ordre: les individus à columelle et à ouverture droites sont ceux dont la marche n'est pas interrompue par des obstacles continuels; les individus à caractères opposés sont ceux qui, durant toute leur croissance, pivotent sur eux-mêmes à chaque instant, pour passer d'herbe en herbe ou de caillou en caillou. Mais ici nous touchons surtout à la question du muscle columellaire, puisque, si le pied influe sur l'ensemble de l'ouverture, le muscle en question agit plus spécialement sur la columelle elle-même, qui constitue le principal point d'attache de l'animal avec la coquille.

La traction de la coquille et la position du labre donnent ainsi lieu à des habitudes également multiples, et également importantes pour la cinétogénèse. Sur les supports solides, l'animal prend l'habitude de marcher en tenant sa coquille près de lui, le labre étant donc exposé sans cesse à frôler le sol ou le dos de l'animal (voir fig. 13): d'où l'ouverture ample qui correspond à ces milieux. Parmi les herbes, au contraire, la coquille, soumise au mouvement rythmique réflexe dont nous avons parlé plus haut, est en moyenne beaucoup éloignée de l'animal (nous croyons même, mais sans contrôle métrique possible, que le muscle columellaire est plus long chez les formes de marais que chez les formes lacustres). Elle est donc soumise à des contorsions continuelles. On peut décrire à cet égard deux habitudes spéciales aux individus d'étangs, dont la seconde conduit à une sorte de natation entre deux eaux (distincte de la natation en surface). Voici, par exemple, une forme subulée (du Loclat), née en aquarium, qui monte très lentement, le long d'une tige verticale. A l'extrémité de la tige, elle s'avance quelque peu dans l'eau, tout en restant accrochée par l'extrémité caudale du pied. Elle oscille alors doucement à gauche et à droite, puis imprime à la coquille des mouvements d'avance et de recul qui deviennent saccadés et secouent fortement le filament végétal servant de support. Ces contractions et relâchements rythmés du muscle columellaire ont pour effet habituel de balancer la plante et de permettre à l'animal de rejoindre une autre tige. On voit d'emblée combien ce comportement tend à allonger la coquille et non à la contracter. En second lieu, quand aucun appui n'est découvert ainsi, la Limnée poursuit parfois très lentement sa marche, lâche le filament qui la soutient, et reste ainsi suspendue entre deux eaux, tantôt immobile, le pied refermé sur lui-même (enveloppement !), tantôt secouée d'un mouvement rythmé plus ou moins violent, analogue au précédent. Elle arrive ainsi à s'élever doucement jusqu'à ce qu'elle touche une herbe ou atteigne la surface de l'eau. Evidemment, le poumon joue un rôle dans cette élévation: on voit, par exemple, une bulle d'air affleurer au pneumostome (ce qui arrête ou même fait descendre un peu



Fig. 13.
Exemplaire de lac rampant contre le verre.

l'animal), puis rentrer brusquement (l'animal remonte) comme si la bête gonflait une vessie natatoire! Lorsque cette natation s'accompagne de mouvements rapides (ce qui est rare, il est vrai), on voit mieux que jamais combien la coquille dans les variétés d'étangs, est reliée de manière plus souple à l'animal, que dans les formes lacustres.

Quant à la natation au fil de l'eau, il semble y avoir là une habitude exclusive des formes d'eau stagnante. Il est vrai que les formes lacustres l'acquièrent peu à peu en aquarium et que, dans un tel milieu, toutes les races(y compris *bodamica*) y parviennent tôt après la naissance, ce qui montre qu'il s'agit là d'une possibilité générale, inhibée en milieu lacustre, plus que d'une conduite spécialement acquise par les races stagnantes. Seulement, à cet élément réflexe s'ajoute assurément un facteur d'habitude. Il est très frappant que nous n'ayons jamais rencontré dans les lacs romands de formes *bodamica-lacustris-intermedia* rampant au fil de l'eau, alors que dès le premier jour nous avons trouvé à Zoug des *stagnalis* typiques qui nageaient tranquillement en plein lac, à 2-3 m. du bord, non loin de bouquets de potamots sur lesquels elles avaient dû monter auparavant. Un tel fait, plus que toute considération théorique, montre combien les habitudes motrices peuvent varier d'une population à l'autre. Quant à savoir si les habitudes nouvelles et réellement « acquises » peuvent changer cette forme héréditaire, c'est justement là qu'est le vrai problème de l'origine des génotypes *bodamica-lacustris*. Mais il touche aux questions les plus complexes de toute la biologie !

Avant de conclure cette analyse des habitudes de reptation, disons encore que c'est dans ce domaine, si central au point de vue de la cinétogénèse, que notre espèce est le plus capable d'innovation, ou tout au moins de tâtonnements annonçant l'intelligence empirique [1]. Nous avons déjà parlé des Limnées qui, parvenues à l'extrémité d'un filament se balancent jusqu'à ce qu'elles trouvent à continuer leur marche. Il y a là déjà un tâtonnement intéressant, qui dépasse le vulgaire va-et-vient propre à la recherche de la nourriture. Mais voici un fait encore plus curieux: j'ai vu une Limnée, tombée au fond d'un bocal, se dresser sur l'extrémité caudale de son pied et reposant ainsi sur le bout de la spire et le

[1] Voir Claparède, *La psychologie de l'intelligence*, Scientia, 1917.

bout du pied, se livrer aux mêmes balancements, à gauche et à droite. Après trois oscillations rapides et toujours plus larges, elle a touché (ou senti, grâce à la résistance de l'eau) la paroi de l'aquarium et s'est portée dans cette direction. A ce moment, le pied, jusque-là dressé et se tenant en forme de tube (par enveloppement de la sole) s'est évasé en reprenant contact avec le fond du bocal.

Nous analyserons enfin, sous la prochaine rubrique, une habitude nouvelle touchant au tâtonnement.

Telles sont les principales habitudes observées à propos de la reptation. On voit suffisamment, nous semble-t-il, l'intérêt de ces faits en ce qui concerne la cinétogénèse. La forme fuselée de la Limnée d'étang et la forme ramassée et globuleuse de la Limnée de lac ne sont pas dues au hasard: ce sont les structures qui conviennent à la marche de l'animal.

5°-7° Habitudes patellaires et habitudes de retrait et de sommeil. Il est clair que le réflexe patellaire, tout en étant inné (on l'observe dès la naissance) trouve beaucoup moins l'occasion de se développer en eaux stagnantes que dans les lacs: en eaux stagnantes l'animal n'est, en effet, presque jamais sur un support solide, aussi les heurts provoquent-ils un simple retrait; par contre, dans un milieu lacustre rocheux, le réflexe de retrait expose l'animal à la mort, tandis que le réflexe patellaire le protège en toutes circonstances. Néanmoins, les deux réflexes existent, la vie durant, chez tout individu et nous verrons en mesurant la force du réflexe patellaire, que des exemplaires d'étangs s'en servent fort bien lorsqu'il sont transplantés en aquarium.

Etant donné cette situation complexe, ces réflexes patellaires et de retrait vont-ils donner lieu à des habitudes spéciales ? Nous le croyons. Il est très frappant, en effet, de constater que des exemplaires de provenance différentes (ou même de provenances identiques, ce qui montre la possibilité d'habitudes individuelles) se comportent assez différemment quand on les soumet à des secousses légères, alors qu'ils gravissent les parois d'un aquarium. Tous les individus lacustres et quelques exemplaires d'étangs réagissent par le réflexe patellaire. Quant au restant des exemplaires d'eau stagnante, ils réagissent par retrait de l'animal dans la coquille[1]

[1] Avec chute immédiate ou bien l'extrémité du pied restant un instant collée au verre.

ou même, comme nous l'avons vu, en pliant leur pied en deux (enveloppement). J'ai, par exemple, comparé des exemplaires de même race (Thielle) pris dans un canal stagnant, les autres en un endroit à fort courant: tous les seconds ont réagi par réflexe patellaire, quelques-uns des premiers des deux autres manières. Cependant, toute Limnée possède le réflexe patellaire et sait s'en servir à l'occasion. Il faut donc admettre que des habitudes viennent se superposer aux réflexes, pour développer les uns et inhiber les autres.

Il faut signaler, à propos de ces habitudes, différents traumatismes qui en résultent indirectement. Le pied des exemplaires de marais est souvent frangé: suite de coupures par enveloppement de *Carex*, etc.? Lors des chutes, d'autre part, il y a mort certaine si la spire est trop cassée, sinon l'animal reste simplement victime d'une contracture. Notons à cet égard la curieuse sensibilité du manteau: si, en se rétractant brusquement, le manteau est plissé, ce pli peut durer des jours entiers et même, si la chose se produit durant la croissance de l'animal, le pli peut s'imprimer alors sur la coquille et se perpétuer jusqu'à maturité complète. La chose se produit même indépendamment de toute chute, dès qu'un aquarium est trop rempli d'animaux, comme s'ils se blessaient sans cesse mutuellement ! Les curieuses malformations des *Rhodani* figurées par Favre ne sont pas autre chose que le résultat de contractures de ce genre, en un endroit où les individus sont entassés (au Pont Sous-Terre, à Genève).

A ce propos, nous croyons que la forme plus allongée prise par les Limnées en aquarium lorsqu'elles sont entassées n'est qu'un résultat, par cinétogénèse, de ces habitudes de « retrait ». Il est, en effet, très frappant de constater que des individus de même ponte, élevés deux par deux ou 20 par 20 donnent deux formes distinctes, la première plus contractée, la seconde plus allongée. La raison en est peut-être simplement que les individus trop nombreux s'évitent sans cesse les uns les autres (les contractures sont une preuve de leur sensibilité): les mouvements plus agiles qui en résultent et la manière dont chacune tient sa place au lieu de s'étaler, lorsqu'elles sont collées côte à côte contre le verre à la surface de l'eau, suffisent sans doute à expliquer ce phénomène.

Quant au sommeil, il nous paraît très probable que les formes du lac dorment beaucoup moins que celles des marais, parce que n'étant exposées ni à la dessication ni au gel. Mais cela a-t-il une influence sur la forme ?

Enfin, à propos des réflexes patellaires et de retrait, il faut citer une habitude spéciale, qui ne constitue nullement leur prolongement, mais bien une conduite nouvelle et très remarquable, se greffant sur eux par transfert associatif et servant comme eux à la défense contre l'agitation de l'eau. Lorsque de légers remous viennent annoncer au bord d'un lac, la formation de vagues, on voit les Limnées s'appliquer contre les cailloux à chaque secousse, puis sortir prudemment et descendre pour se faufiler dans les interstices. Evidemment, la bête évite simplement l'agitation et tâtonne au hasard jusqu'à ce qu'elle trouve un endroit abrité. Mais il est remarquable qu'elle descende toujours. En outre, la vitesse de cette réaction est digne d'estime pour un Mollusque. Nous avons été, en particulier, frappé de voir combien, dans un agitateur (voir § 25), les Limnées fuyant la vague naissante arrivent à se cacher rapidement sous les cailloux. Il y a là une habitude indéniable, semblable à celle que Buytendijk a créée en renversant les coquilles, et montrant à nouveau l'adaptabilité motrice de l'espèce.

Tous ces faits concordent donc vers le même résultat : que l'animal n'est pas passif en présence du milieu, mais réagit par une série de réponses motrices, qui ont la plus grande importance pour la cinétogénèse.

Peut-on maintenant aller plus loin et admettre que, à côté des réflexes communs à toutes les races et des habitudes spéciales à chaque type d'accommodat, il existe des comportements héréditaires, de nature par conséquent réflexe, mais particuliers à telle ou telle race ? Nous n'avons pu déceler dans nos bocaux de conduites de ce genre, car elles sont plus dynamiques que statiques, c'est-à-dire qu'elles constituent plus des aptitudes que des mécanismes tout montés; elles peuvent ainsi très facilement être voilées par les habitudes dues au milieu uniforme des aquariums. Mais, lorsqu'on considère l'écologie des races en nature, il semble impossible de nier que les races proprement lacustres aient leurs tropismes ou leurs affinités héréditaires plus ou moins précises.

Alors que les races I-III se rencontrent dans les lacs en conditions les plus diverses [1], les races IV et V sont au contraire exclusivement confinées en un certain milieu bien défini: les littoraux rocheux ou

[1] Les races I et II dans des phragmitaies (La Tène, Cerlier, Witzwil) ou sur des rochers (lacs de Zoug et des Quatre-Cantons). La race III sur les littoraux exposés et rocheux (Cully) ou abrités et marécageux, etc.

cailloutеux très exposés aux vagues. Il y a là un fait bien significatif, quelle que soit la solution que l'on adopte en ce qui concerne la question de l'origine de ces races lacustres. En effet, s'il s'agit de mutations apparues au hasard, il faut alors admettre qu'elles sont pourvues de tropismes spéciaux, puisqu'elles ont élu domicile en certaines conditions bien définies, à l'exclusion des milieux pourtant si abondants à phragmitaies et à fond sablonneux ou vaseux. S'il s'agit, au contraire, de variations produites par le milieu, pourquoi n'ont-elles pas émigré, pour fuire les vagues, dans la zone sublittorale ou dans les baies abritées ? C'est assurément, de nouveau, parce qu'à leur morphologie correspond certaines tendances électives leur faisant préférer les milieux caillouteux et exposés. Dans les deux cas, il faut donc admettre que les races IV et V sont caractérisées non seulement par leur forme, mais encore par certaines affinités héréditaires pour les milieux rocheux et ventés. Il est vrai que dans ces affinités écologiques entrent aussi d'autres facteurs que les facteurs mécaniques: l'animal recherche sur les pierres une certaine nourriture, etc. Mais, du point de vue sensori-moteur qui nous intéresse ici, il va de soi que toutes les conditions du milieu forment bloc pour l'animal. Lorsque celui-ci évite les fonds vaseux de la zone sublittorale et des phragmitaies pour rechercher les milieux qui lui conviennent, il est sans doute guidé par certaines perceptions relatives à la nutrition, la respiration, etc., mais aussi par les perceptions kinesthésiques qui le renseignent sur l'équilibre existant entre son équipement moteur et les conditions du milieu.

En bref, de même que les espèces ou races de Mollusques terrestres sont héréditairement xérophiles ou hygrophiles, rupestres ou amatrices de mousses humides, et que l'ensemble de leurs tropismes les oriente vers leur milieu, de même les races IV et V, comparées aux races I-III, paraissent bien être dotées de tropismes sensori-moteurs dépassant l'ordre de grandeur de l'habitude individuelle et faisant partie de l'équipement héréditaire. A côté des réflexes communs à toutes les races de l'espèce et des habitudes non-héréditaires spéciales à chaque population phénotypique, il faut donc distinguer les tropismes héréditaires différant d'une race à l'autre. Nous reviendrons sur cette question à propos de l'origine des génotypes lacustres. Ces tropismes révélés par l'écologie de chaque race sont, en effet, d'une grande importance théorique, étant données leurs corrélations avec la morphologie de la coquille.

§ 24. — Expériences de contrôle: la transplantation en aquarium et la mesure de la puissance patellaire.

L'une des conclusions du dernier § est que, suivant les milieux, l'animal acquiert des habitudes motrices très différentes et que ces habitudes impriment à la coquille sa forme phénotypique. Cela est surtout clair en ce qui concerne les réflexes et habitudes de nutrition, de reptation et de défense. La coquille est ainsi le résultat des mouvements de l'animal ou le résumé de sa psychologie. Il serait possible de se livrer à cet égard à un grand nombre d'expériences vérificatrices, en élevant des exemplaires de même race en des milieux multiples. Nous avouons volontiers qu'ayant peu de temps à consacrer à nos recherches, nous avons un peu négligé cet aspect de la question, pour mettre tout l'accent sur le problème génétique. Le principe d'explication des phénotypes nous paraissant évident, nous nous sommes en effet borné à trois expériences de contrôle, dont voici les deux premières.

La première est une expérience de transplantation. Puisque, par hypothèse, la coquille est un abrégé des mouvements de l'animal, que va-t-il se passer lorsqu'on changera de milieu une coquille en train de croître ? Si elle persévère dans ses tendances initiales cela ne prouvera rien, sinon que l'animal a conservé ses habitudes, mais si elle change de forme dans la seconde période de sa croissance, donc dans son nouveau milieu, ce sera bien là la preuve que les mouvements de la bête modèlent la forme du test. En effet, comment le nouveau milieu changerait-il d'emblée la forme d'une coquille qui a déjà crû à moitié, et donnerait-il à la seconde moitié de cette coquille une nouvelle morphologie, s'il agissait chimiquement ou physiquement, par pression directe sur le test ou le manteau. L'animal résisterait, puisqu'il a commencé à sécréter sa coque d'une certaine manière. Rien n'est plus intelligible, au contraire, que cette notion des mouvements qui, dès la minute où l'animal se déplace dans son second milieu, s'adaptent aux nouveaux objets ambiants et déforment ainsi la coquille en train de croître.

Cela dit, que répond l'expérience ? Nous avons fait deux essais différents de transplantation: 1° transplantation en aquarium de jeunes exemplaires d'eau stagnante, prélevés près de Thielle (race

II); 2° même essai avec des exemplaires lacustres, récoltés à Marin dans une flaque formée sur la grève par le retrait des eaux (races II-III).

Le résultat du premier essai est négatif: la transplantation n'a produit aucun changement apparent sur la coquille et la moyenne des indices de contraction obtenue sur 12 individus donne 1,81, ce qui correspond bien à la moyenne de cette race en aquarium. Les individus restent naturellement exigus et ne ressemblent pas à ce qu'ils auraient été dans la nature, mais on n'assiste à aucun changement de forme à partir du point précis où la coquille croît en aquarium. On reconnaît fort bien ce point, par contre, au fait que dans notre bocal le test a changé de couleur et d'épaisseur: plutôt pâle et rugueux en nature, il est devenu, à partir du milieu de la spire, plus foncé, plus mince et plus lisse. Les nouvelles conditions ont donc agi immédiatement sur la texture du test, ce qui est naturel, mais sans changer la forme. Au point de vue des mouvements, un tel résultat est facile à comprendre, puisque l'animal a été pris dans un milieu stagnant, garni de plantes en suspension dans l'eau, pour être transporté dans une eau également immobile et aussi fournie de végétaux.

Tout autre est le résultat de la seconde expérience. Or, notons-le d'emblée, c'est la seule qui pouvait être décisive, puisqu'ici le phénotype des exemplaires nés en aquarium (voir § 16: moyennes de 1,67-1,69 pour les races II-III mêlées, ce qui est le cas des individus dont nous allons parler, et de 1,57-1,74 pour les races disjointes) est très différent du phénotype en nature: 1,41-1,48[1]. Dans le cas précédent, au contraire, qui ne sert que de cas témoin, le phénotype des exemplaires nés en aquarium est très voisin du phénotype en nature, et ne diffère que par l'allure des derniers tours de spire. Le fait essentiel qui s'est donc produit chez ces individus de Marin, c'est que, transplantés en aquarium, leur coquille s'est immédiatement modifiée, dans le sens d'un allongement de la spire. Au point précis où la croissance a repris dans le nouveau milieu on voit, en effet, la ligne de suture s'abaisser nettement et adopter une direction nouvelle dont elle ne se départira plus.

L'expérience a été faite sur 71 exemplaires. Sur ce nombre 51, soit

[1] Voir pour le phénotype en nature pl. 6 fig. 23-24, voir pl. 4 fig. 2-3 les individus déformés, vus de face et cf. pl. 6 fig. 29 la même déformation observée en nature (la coquille vue de dos).

les 5/7 présentent la déformation, ce qui ne saurait être dû au hasard. Bien plus, les 20 exemplaires restants sont précisément les plus allongés, c'est-à-dire ceux qui étaient « préadaptés » à ce nouveau milieu, au sens où Cuénot prend cette expression pour parler d'une convergence fortuite entre l'organisme et un milieu nouveau pour lui.

L'explication d'un tel fait nous paraît évidente. Si nous appelons génotypique la forme de la coquille en aquarium, nous pouvons dire que la forme génotypique ne pouvait se réaliser dans la nature, parce qu'elle était contrariée par des facteurs antagonistes. En effet, ces exemplaires ont vécu une partie de leur existence ou bien dans le lac même, ou bien en tout cas, sur une grève caillouteuse, rampant sur des galets, au fond d'une flaque dépourvue de toute plante aquatique. Transplantés en aquarium, ils abandonnent instantanément leur forme phénotypique première et réalisent leur forme génotypique normale.

Mais corrigeons immédiatement cette explication en nous rappelant que, en aquarium aussi, on ne peut avoir affaire qu'à des phénotypes. Le génotype de la race n'est ni la forme de lac, ni celle d'aquarium, ni aucune des autres formes possibles, lesquelles seront toutes phénotypiques, mais ce qu'il y a de commun à tous les phénotypes. Il faut donc dire que l'animal transplanté en aquarium, a changé immédiatement de phénotype, quant à la forme de sa coquille: les coquilles de nos 51 exemplaires déformés présentent ainsi deux phénotypes, le premier au début de la spire et le second dans l'autre moitié. Seulement, à quoi attribuer cette déformation sinon aux changements de mouvements de l'animal ? On ne voit pas bien, en effet, comment le milieu nouveau pourrait agir aussi instantanément sur la forme de la coquille. Serait-ce que le milieu agit physiquement par pression directe sur le test et le manteau ? Dans ce cas, pourquoi ne déforme-t-il pas les *bodamica* élevés en aquarium et qui conservent leur forme héréditaire ? C'est évidemment parce que cette variété a une autre forme génotypique, qui résiste suffisamment. Mais alors pourquoi le rythme de la croissance antérieure de nos individus ne résiste-t-il pas lui aussi ? On se représente donc mal cette action directe de l'aquarium sur la coquille ou le manteau, tandis qu'on comprend très bien pourquoi un Mollusque, habitué à ramper sur un fond plat et qui se met soudain à circuler parmi des plantes ou à monter et descendre des parois

de verre verticales (cf. le mouvement qui est à faire pour passer du fond du bocal à la paroi), doive immédiatement adopter de nouveaux mouvements, qui agissent sur le manteau et le labre, d'une part, le muscle collumellaire et la forme de la columelle, d'autre part. Le nouveau milieu agirait-il chimiquement ? Ici la nature nous répond elle-même en nous présentant sans cesse, sur les grèves des lacs, des exemplaires déformés analogues aux précédents. Ce sont des *lacustris*, qui sont nés et ont vécu quelque temps sous l'influence des vagues, puis sont demeurés dans des flaques lors de la baisse des eaux en été et y ont pris immédiatement la forme *media*. Voici (fig. 14) l'un de ces exemplaires: on reconnaît exactement la même déformation que tout à l'heure. Quelle différence chimico-physique peut-il cependant y avoir entre la flaque et le lac, sinon dans l'agitation de l'eau, et comment cette agitation peut-elle agir sur la coquille autrement que par l'intermédiaire des mouvements de l'animal ?

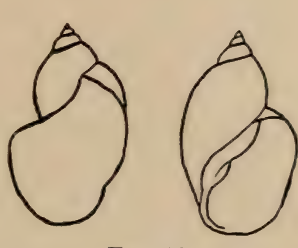


Fig. 14.
Déformation de la coquille chez un individu ayant changé de milieu.

Venons-en à la seconde expérience de contrôle, destinée elle aussi à mettre en évidence les différences d'habitudes qui opposent les exemplaires de lac à ceux d'eau stagnante. Comme nous l'avons présumé, le réflexe patellaire se développe, en effet, tout différemment, suivant que l'animal est accoutumé aux vagues ou habitué à la tranquillité. Peut-on mesurer cette variation éventuelle de la puissance patellaire, autrement dit le degré d'adhérence, suivant les habitudes individuelles, de la sole pédieuse à un même support solide ?

La chose n'est pas aisée. Nous avons essayé de procéder en roulant une bouteille cylindrique sur un plan incliné, pour voir en combien de tours l'animal appliqué contre les parois lâcherait prise; ou en dirigeant un jet d'eau sur la bête pour mesurer en combien de temps elle cèderait à la pression. Mais il a été impossible avec les moyens dont nous disposions de réaliser des mesures homogènes et comparables. Nous avons alors pensé à mesurer la puissance patellaire au moyen d'un choc: le principe de l'expérience consiste à laisser tomber d'une certaine hauteur un bocal et de compter le nombre de coups nécessaires pour que l'animal lâche prise. Notre collègue,

M. A. Jaquerod, professeur de physique à l'Université de Neuchâtel, a bien voulu nous construire ce dynamomètre pour Limnées et c'est à ce système que nous avons fini par donner la préférence.

Mais c'est un procédé grossier. Il convient naturellement de régler soigneusement la quantité d'eau contenue dans le bocal et la hauteur de la chute du bocal lui-même pour que les secousses soient homogènes; il faut aussi attendre, pour secouer la bête, qu'elle soit à une certaine hauteur le long des parois du bocal: ni trop bas pour qu'il n'y ait pas de contact possible entre la coquille et le fond, ni trop haut pour que les mouvements de la surface de l'eau n'interviennent pas. Or, même en prenant ces précautions, la bête n'est jamais en positions identiques et les secousses jamais rigoureusement homogènes. Cela ne serait encore rien (il suffirait de multiplier les mesures) si la puissance patellaire était une donnée simple. Mais, outre la force d'application du muscle pédieux, il faut considérer la quantité de mucus disponible et la manière dont il est administré par la sole contre le verre. Sur ce point le hasard joue évidemment un rôle énorme. Si la bête est pour ainsi dire mal partie, elle est décollée en 3-4 coups. Si elle réussit d'emblée à faire complètement ventouse, elle résistera presqu'indéfiniment. Aussi avons-nous cherché à éviter l'arbitraire, en ne tenant compte que des mesures au cours desquelles l'individu a résisté les cinq premiers coups au moins et en nous arrêtant à 500 coups, le tout pour une hauteur constante du bocal de 7 cm. au-dessus du linoléum.

Malgré ces précautions, et malgré près de 400 mesures (qui n'ont rien de très distrayant puisqu'il faut parfois taper jusqu'à 500 coups pour faire lâcher une Limnée vigoureuse) nous ne pouvons avoir confiance dans ce procédé au point d'y voir une mesure exacte de la puissance patellaire. Nous nous bornerons donc aux deux conclusions suivantes, qui nous paraissent seules valables:

1° Les Limnées nées dans le lac résistent sans aucun doute mieux que les Limnées nées en eaux stagnantes. Les moyennes, en effet, sont respectivement de 277 et 104. Une telle différence ne saurait, semble-t-il, être attribuée au hasard même si ces chiffres sont dénués de toute valeur absolue.

2° Toute Limnée est capable du réflexe patellaire, puisque les formes d'étang parviennent à 104. C'est donc une différence d'exercice et d'habitude qui oppose, à cet égard, les formes lacustres

aux formes d'eau stagnante, et non une différence qualitative dans la nature des réflexes.

Dernier point. On peut se demander si la forme héréditaire conditionne le réflexe, autrement si les *bodamica* d'aquarium (race V) seront plus puissantes que les formes allongées. Nous n'avons rien trouvé de semblable (ce qui ne signifie naturellement pas qu'avec des moyens plus perfectionnés on ne trouverait rien). En arrêtant la mesure à 100 (c'est-à-dire quand l'animal n'est pas tombé au centième coup), nous avons obtenu les moyennes suivantes avec des Limnées nées en aquarium:

Race I (Loclat)	68
Race II (Thielle)	57
Race III (Maison Rouge, Colombier et Witzwil) . .	63, 70 et 76
Race IV (Nidau)	82
Race V (Hauterive)	69

On voit qu'il n'y a pas de relation régulière entre la contraction de ces races et leur puissance patellaire. Mais évidemment, si statiquement il n'y a pas corrélation, cela ne prouve pas que dynamiquement les races IV et V ne soient pas plus aptes que les autres à acquérir rapidement, en nature, l'habitude de l'application aux supports. A côté du mécanisme statique, tout monté, il faut donc réserver l'existence de tropismes ou d'aptitudes dynamiques, comme en témoigne l'écologie de ces races en nature (§ 21).

§ 25. — Essai d'une production expérimentale de la contraction phénotypique.

Les expériences de contrôle précédentes semblent bien démontrer que les habitudes motrices varient d'un milieu à l'autre et que ces habitudes suffisent à expliquer les différences d'accommodations phénotypiques qui se mesurent à la variation de l'indice de contraction de la coquille. Il reste une dernière expérience à tenter, et celle-là est fondamentale: peut-on produire expérimentalement une légère contraction, en soumettant des génotypes d'eau stagnante à une agitation artificielle de l'eau ? C'est ce que nous allons voir maintenant.

Notons d'emblée qu'il ne faut pas être trop exigeant à cet égard. Nous espérions, au début de nos recherches, produire en agitateur

des *lacustris* typiques expérimentales au moyen de *stagnalis* de race normale. Aussi bien ne pensions-nous pas trouver, à cette époque, des *bodamica* héréditaires aussi constantes que celles du lac de Neuchâtel qui se sont conservées en aquarium avec une moyenne de 1,43 pendant six générations ! Si nous avons été surpris en bien sur ce dernier point, nous avons vite dû modérer nos espoirs en ce qui concerne le premier: les deux choses se tiennent, en effet, puisqu'il s'agit de la constance génétique des indices de contraction. La découverte des *subula* néolithiques de la Tène et des *stagnalis* typiques habitant les lacs de Zoug et des Quatre-Cantons montre assez, d'autre part, qu'il faut un temps très long pour que le type *stagnalis* produise, je ne dis pas des races, mais même des morphoses ou accommodations de forme *lacustris*. Il est donc vain, nous semble-t-il actuellement, de compter sur une création expérimentale de pareils phénotypes.

Cependant, le problème subsiste — et conserve tout son intérêt — de savoir si, en agitateur, le type *stagnalis* donne naissance à des accommodations plus contractées ou plus allongées que lui. Autrement dit, la variation en agitateur prendra-t-elle la direction *lacustris* ou la direction *subula* ? Telle est la seule question légitime qu'on puisse se poser, et il y a là une expérience de contrôle importante à réaliser.

Grâce toujours à l'obligeance de notre collègue M. Jaquerod, nous avons pu l'instituer, au moyen d'un aquarium rectangulaire posé sur un plateau, dont le mouvement de bascule produit une vague perpétuelle allant et revenant d'un bout à l'autre du récipient. Le mouvement dû à un moteur électrique a été imprimé à l'appareil de 8 à 10 heures par jour, les animaux pouvant se reposer la nuit. Le fond de l'aquarium a été tapissé de cailloux moussus, quelques *Fontinalis* étant interposées dans les interstices, pour entretenir l'eau, mais sans créer de végétation flottante analogue à celles de nos bocaux d'élevage habituels. En outre, pour la nourriture, nous avons enfoncé les feuilles de salades entre les pierres, sans les laisser remuer dans l'eau même.

L'agitateur ainsi constitué est loin d'être parfait, parce que l'animal disparaît dans les interstices des galets, avec une régularité mathématique, dès que l'eau se met à remuer. Il y a là un bel exemple de cette habitude de protection dont nous avons fait mention plus haut (§ 21). Il va de soi qu'un tel fait diminue la durée et le degré

d'exposition aux vagues. Seulement, nous ne voyons guère le moyen d'éviter cet inconvénient: dans l'élevage que nous avons tenté sans caillou aucun, toutes les bêtes ont crevé au bout de quelque temps, malgré le soin mis à entretenir la propreté de l'eau[1].

Cela dit, le résultat n'en est que plus frappant. Nous avons élevé, pendant quatre mois, dans cet agitateur, les descendants de *stagnalis* typiques (race II) choisis le plus loin possible des mares

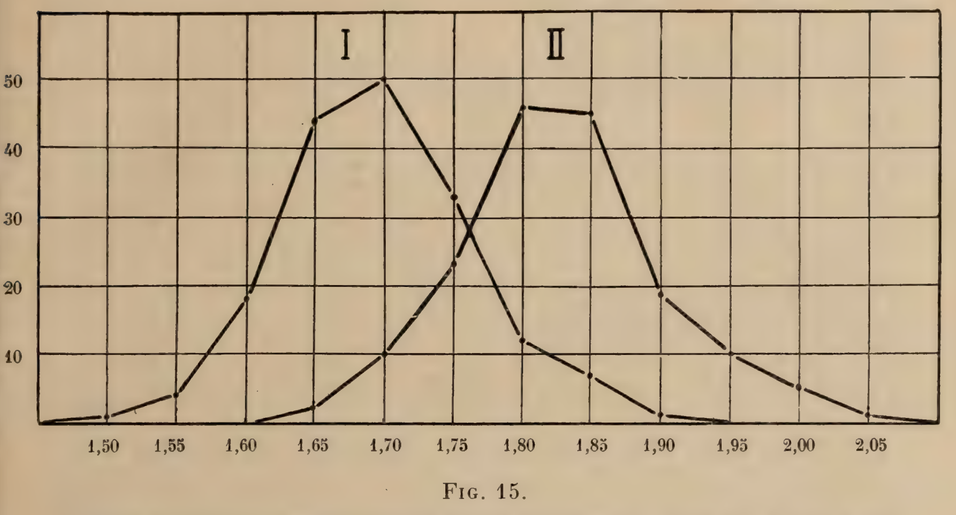


FIG. 15.

Courbes de fréquence des individus élevés en agitateur (I) et des témoins (II).

ayant pu être influencées par l'ancien lac, de manière à éviter toute possibilité d'hérédité lacustre: à Monsmier, dans une mare à 1,78 (voir pl. 6 fig. 7-8). Le lendemain du jour où le frai de ces Limnées est éclos dans un tube, j'ai déposé les trois-quarts environ de ces nouveau-nés dans l'agitateur et ai gardé un quart dans mes bocaux. Je pensais, en effet, que les individus soumis à l'agitation de l'eau périraient en partie. Ce n'a malheureusement pas été le cas et ils se sont révélés trop nombreux en agitateur pour grossir normalement. Mais il n'était pas question, naturellement, d'en supprimer la moitié après deux mois d'élevage, ce qui fait que nous avons moins de

[1] En outre, même avec cailloux, le nombre des spires ébréchées est considérable, ce qui gêne évidemment les mesures à la fin de l'expérience. Nous avons naturellement tenu compte de cette circonstance dans les mensurations, en rajoutant systématiquement quelques unités de longueur aux coquilles tronquées.

témoins que d'exemplaires soumis à l'agitation. Cette circonstance, qui entravait encore la production de la contraction expérimentale (les individus trop nombreux sont, en effet, toujours plus allongés que les autres) rend d'autant plus curieux le résultat obtenu. Enfin, j'ai élevé à part les descendants des témoins (dans les bocaux habituels) et les descendants des exemplaires contractés. Ces derniers ont été nourris dans l'aquarium même ayant servi d'agitateur, et avec les mêmes cailloux, cela pour montrer que c'est bien le mouvement de l'eau, et non pas le milieu propre à ce bocal comme tel, qui a produit la contraction phénotypique.

Cela dit, voici les résultats obtenus:

	1 50	*1 55*	*1,60*	*1,65*	*1,70*	*1,75*	*1,80*	*1,85*	*1,90*	*1,95*	*2,00*	*2,05*
Agitateur (200 ex.) .	1	4	18	44	50	33	12	7	1			
Témoins (86 ex.) . . .					1	8	16	25	21	10	4	1
Descendants des ex. agités (39 ex.) . . .				1	1	3	9	13	5	3	3	1
Descendants des témoins (36 ex.) . . .					1	4	12	11	4	3	1	
Totaux:												
Agitateur (200 ex.) .	1	4	18	44	50	33	12	7	1			
Témoins et descendants (161 ex.).				2	10	23	46	45	19	10	5	1

On voit que l'agitation de l'eau a produit sur ces coquilles une contraction qui est loin d'être négligeable (voir fig. 15). La moyenne des individus soumis à l'expérience est, en effet, de 1,71 (voir pl. 5 fig. 13-22), la moyenne des témoins de 1,83 (pl. 5 fig. 23-25), celle des descendants des premiers de 1,87 et des descendants des seconds de 1,85 (pl. 5 fig. 26-29). Or, cette moyenne de 1,71, qui caractérise les individus contractés est notablement inférieure à celles de toutes les générations obtenues chez la race II A (Thielle: 1,80-1,88; Cornaux 1,86) et même chez la raceII B (1,75-1,78). Elle tombe, par contre, dans le domaine de variation de la race III. Il est donc très vraisemblable qu'en faisant la même expérience avec la race III, nous aurions produit un phénotype tombant dans le domaine de la race IV (et ainsi de suite). Mais comme nous n'avons trouvé aucune station de la race III qui fût, à coup sûr, indépendante d'influences lacustres éventuelles, nous n'avons pas fait l'expérience avec cette race-là. On aurait été, en effet, embarrassé dans l'interprétation des résultats: une contraction trop grande aurait pu avoir pour cause la persistance de gènes appartenant aux races IV et même V, puisque toutes les stations du Seeland jusque près d'Anet

ont été touchées, il y a 50 ans encore, par la nappe lacustre. Au contraire, notre station de Monsmier, appartenant à la race II, est indépendante de l'ancien lac.

En conclusion, cette expérience de contrôle, comme les deux précédentes, tend à confirmer les interprétations adoptées jusqu'ici.

Conclusion.

Ainsi, la conclusion générale à tirer des paragraphes qui précèdent est que la contraction par accommodation, donc la contraction phénotypique, résulte des mouvements de l'animal exécutés en réponse aux accidents du substrat et à l'agitation de l'eau. Mais, si tel est le cas, on se demande immédiatement pourquoi les formes néolithiques du lac de Neuchâtel, ou les formes des lacs de Zoug et des Quatre-Cantons, n'ont pas donné dans leurs milieux lacustres respectifs, de morphoses accommodées par contraction ? Et pourquoi la contraction expérimentale de notre race II de Monsmier ne dépasse-t-elle pas 1,71 ? C'est évidemment que la structure héréditaire de tous ces types résiste à l'action du milieu. Les habitudes psychologiques, qui modèlent en partie la forme de l'animal, résultent donc elles-mêmes, plus ou moins, de cette structure. Un réflexe n'est que le prolongement d'un organe. Une habitude n'est qu'une nouvelle mise en œuvre d'un organe donné. Le problème qui se pose donc maintenant est de savoir s'il y a, entre les organes héréditaires et les mouvements d'accommodation, série irréversible ou mutuelle dépendance : sont-ce des organes apparus au hasard par mutation, qui prédéterminent les habitudes de l'animal, ou les mouvements d'accommodation qui, en certaines circonstances, se gravent dans le patrimoine héréditaire sous forme d'organes nouveaux ?

B. L'ORIGINE DES GÉNOTYPES LACUSTRES

Abandonnons maintenant le terrain solide de l'expérience pour nous demander si, et jusqu'où, l'on peut se rendre compte de l'origine des deux ou trois races héréditaires que nous avons découvertes dans les lacs de la Suisse romande. Nous nous bornerons à cet égard,

sans prétendre dépasser la sphère des probabilités, à confronter avec nos faits les diverses hypothèses explicatives actuellement reçues en biologie. C'est là de la « génétique conjecturale », comme on dit aujourd'hui. Mais quand on sait qu'elle l'est, elle n'est plus dangereuse... Au reste, il n'y a peut-être qu'une différence de degré, en science expérimentale, entre ce qui est conjectural et ce qui prétend ne pas l'être. Il n'y a pas de faits bruts. L'expérience la plus décisive suppose une interprétation. Comme l'a dit le physicien DUHEM, il ne saurait y avoir, à proprement parler, d'« expériences cruciales »[1]. Si c'est le cas en physique, qu'est-ce donc en biologie ? L'essentiel n'est donc pas de se priver de tout raisonnement, sous le prétexte que de dépasser le fait par la pensée, c'est spéculer dans le vide. « Expliquer » revient, en effet, toujours à dépasser les faits. L'essentiel est de ne raisonner jamais qu'à propos des faits que l'on a établis soi-même; car le scrupule que l'on a mis à démontrer l'existence de ces faits est le seul garant, pour autrui et pour soi, de la valeur explicative des théories auxquelles on finit par se rattacher. Ce qui distingue l'homme de science du constructeur de systèmes, ce n'est pas que le premier se défend de réfléchir là où le second se le permet encore, c'est que la réflexion du premier est réglée pour ainsi dire de l'intérieur, par la conscience méthodique qu'il a acquise au contact des faits.

§ 26. — POSITION DU PROBLÈME.

Le fait que nous avons pu établir est le suivant. Dans les grandes nappes lacustres, la *Limnaea stagnalis* est représentée par trois races au moins, dont deux spéciales aux lacs. Ces races sont d'autant plus contractées qu'elles habitent des stations plus exposées aux mouvements de l'eau. Leur caractère est donc d'autant plus accentué que l'animal est mieux adapté aux conditions d'agitation et de substrat spécifiquement lacustres. De plus, ce caractère est orienté dans la même direction que celui des accommodations non-héréditaires: comme les races elles-mêmes, les accommodats sont d'autant moins allongés que l'animal est plus exposé aux vagues. La contraction de chaque individu lacustre représente ainsi la somme d'une

[1] P. DUHEM, *La Théorie physique*, Coll. phil. sc., Chevalier et Rivière, Paris 1906.

contraction raciale héréditaire et d'une contraction phénotypique non-héréditaire, ces deux caractères étant dirigés dans le même sens.

Pour chercher à expliquer un tel fait, il convient avant toutes choses de se demander s'il est unique. Or, loin d'être exceptionnel, ce phénomène constitue un simple cas particulier dans une classe de variations qui semblent extrêmement répandues chez les Mollusques aquatiques. La seule originalité de la *Limnaea stagnalis*, et c'est pourquoi nous avons choisi cette espèce comme sujet d'étude, est la simplicité relative du caractère qu'elle présente dans les lacs, eu égard au polymorphisme de l'espèce, et la clarté des causes motrices qui expliquent l'accommodation par contraction. Mais, que l'on comprenne d'emblée ou non la raison des accommodations individuelles, on trouve chez presque tous les Mollusques lacustres des transformations comparables à celle que nous avons étudiée. On peut les caractériser comme suit: ce sont des modifications de la coquille, spéciales aux lacs, d'autant plus accentuées que les conditions différencielles de substrat ou d'agitation sont plus spécifiquement lacustres — et qui sont orientées dans le même sens que les accommodats individuels, ceux-ci s'expliquant par cinétogénèse. On trouve naturellement des cas analogues dans les mers.

I. Il faut citer, tout d'abord, la plupart des Limnées littorales du sous-genre *Gulnaria*. Clessin, Geyer et bien d'autres ont signalé à cet égard un grand nombre de variétés lacustres qui semblent dues aux conditions d'agitation et de substrat. Les plus typiques sont les formes *patula* Da Costa, dont la spire est réduite à un point, par contraction de la coquille, *contracta*, *ampla*, *Hartmanni* et *Monnardi*, à ouverture de plus en plus ample, *tumida*, *mucronata*, *alpestris*, *lacustrina*, qui présentent aussi divers degrés de contraction.

Même sans statistique, on se rend compte que ces variétés, comme l'a montré Geyer avec sa perspicacité habituelle, dépendent de la relation agitation × substrat. Or, en ce qui concerne au moins l'une d'entre elles, la forme *ovata-patula*, qui semble spéciale aux lacs ou aux canaux à courant rapide, nous l'avons trouvée à l'état typique dans les mares de l'ancien lac de Neuchâtel, à la Maison-Rouge. De plus, nous en avons élevé sans le vouloir quelques exemplaires provenant des lacs, et la forme est demeurée héréditaire

en aquarium [1]. Mais, naturellement, en l'absence de tables statistiques fournissant un système de référence suffisamment sûr, on ne peut rien affirmer avec précision, sinon qu'elle paraît héréditaire au même titre que nos *bodamica* et *lacustris*.

Il y aurait là une belle étude à faire. Malheureusement, deux circonstances la rendent beaucoup plus compliquée que celle des variétés de *Limnaea stagnalis*. D'abord le polymorphisme de la coquille est très grand, et il serait difficile de classer les formes lacustres de ce groupe en une série presque linéaire, comme c'est le cas des formes à contraction croissante chez les *stagnalis*. Les caractères de la spire et de l'amplitude de l'ouverture ne corrélatent, en effet, guère chez les espèces complexes, d'où une grande difficulté dans les mesures.

En second lieu, les variétés en question diffèrent entre elles, non seulement par leur coquille, mais par leur anatomie. C'est le mérite de Roszkowski que d'avoir démontré l'existence de deux grands groupes anatomiques parmi elles, l'un à réceptacle séminal sessile, l'autre à réceptacle pédonculé. Roszkowski appelle ces groupes *ovata* et *auricularia*, selon la terminologie classique, mais il admet que ces espèces « peuvent prendre les mêmes formes de la coquille, comme, par exemple, *ampla* Htm., *patula* Da Cost., à la suite de quoi on ne peut pas les distinguer en se basant sur leur coquille » [2]. Cet auteur considère donc les ressemblances conchyliologiques comme dues à de simples convergences, en fonction du milieu, et déclare que la coquille ne saurait ainsi servir en rien à une classification rationnelle.

Seulement, Roszkowski lui-même [3] a trouvé en Pologne une race à réceptacle séminal semi-pédonculé, intermédiaire entre les deux soi-disant espèces, alors que ces intermédiaires n'existent pas dans le Léman (ce dernier résultat a été contrôlé par Mermod et Favre). Il y a là une première complication. En outre, et surtout, c'est par une véritable pétition de principe que l'on déclare non-parents deux animaux à formes conchyliologiques identiques, lorsqu'ils ont un réceptacle séminal différent, alors qu'on déclare de même espèce deux formes conchyliologiques distinctes lorsque l'anatomie est

[1] Favre (p. 246) la signale dans les étangs de pisciculture, mais elle a pu y être importée du lac.

[2] Comptes rendus de la Soc. des Sc. de Varsovie, 1915, VIIIme année, p. 387.

[3] Comptes rendus de la Soc. des Sc. de Varsovie, 1914, VIIme année, fasc. 1.

identique. Une telle interprétation est peut-être la bonne, mais il faudrait le prouver. Or, il n'y a qu'un moyen pour faire cette démonstration: l'élevage en cultures pures et en conditions constantes. Il est fort possible, à cet égard, que telle forme conchyliologique soit stable, de même que tel caractère du réceptacle séminal, mais que ces groupes de caractères soient indépendants les uns des autres. Un polyhybridisme permanent, en nature, excluerait dès lors l'hypothèse de deux espèces simples et l'analyse génétique montrerait quels sont les couplages les plus fréquents des caractères entre eux. Il est possible, d'autre part, qu'à une anatomie donnée corresponde certains caractères conchyliologiques constants. C'est ce qu'a avancé Favre, avec réserves, il est vrai. Mais ce pourrait être une simple question de fréquence et il reste concevable que certains caractères de la coquille se comportent comme des caractères mendéliens stables, indépendamment de ceux du réceptacle séminal.

On voit, par là, combien cette analyse des *Gulnaria* en fonction du milieu serait plus difficile que celui des *stagnalis*. Mais la ressemblance entre les accommodats de cette dernière espèce et ceux du groupe *Gulnaria* est de nature, semble-t-il, à faire pressentir l'existence de races lacustres héréditaires chez les *Gulnaria* également.

II. Un second exemple à invoquer est celui de *Gulnaria* abyssales. Dans la vase très fine de la faune profonde, de 50 à 300 m., dans le Léman, les *Gulnaria* à anatomie *ovata* prennent des formes de plus en plus allongées. Clessin a décrit comme de bonnes espèces les variétés *profunda* et *Foreli*, et nous avons baptisé nous-mêmes la Limnaea *Yungi*, que nous avons prise pour une race issue de la *stagnalis*, tant est frappante sa ressemblance avec les races allongées de cette dernière espèce. Roszkowski a eu le mérite de démontrer, par l'étude anatomique et par des élevages, que toutes ces formes dérivaient de la *Limnaea ovata*, et résultaient d'une simple accomodation au milieu abyssal. Nous nous plaisons à rendre les armes sur ce point et à reconnaître combien étaient superficiels nos travaux d'alors, comparés à la thèse si solide du zoologiste polonais [1]. Mais

[1] Je suis heureux de cette occasion pour exprimer mon propre scepticisme à l'égard des *novitates* que je me suis permises dans mes articles de 1912-1914: œuvres d'un simple collégien, ces articles manquaient de toute culture biologique !

il demeure un problème: ces accomodations à la faune profonde ne s'accompagnent-elles d'aucune modification héréditaire ? Roszkowski a élevé quelques lignées issues de *profunda* et constate que dès la première génération il y a retour au type. Mais est-ce suffisant ? Si nous nous en étions tenu, en ce qui concerne la *Limnaea stagnalis*, à des lignées issues d'une variété *lacustris intermedia*, de race III, nous aurions conclu à la non-hérédité des formes lacustres de cette espèce. Or, il y a les races IV et V ! Pour établir avec sécurité la non-hérédité des Limnées abyssales, il faudrait donc: 1° définir par une statistique suffisante les caractères biométriques des formes d'étangs, du littoral, de la faune sublittorale et de la faune profonde; 2° montrer que les formes profondes extrêmes rentrent dès la première génération dans les limites de variation des formes littorales. — Il est possible qu'on ne trouve jamais de caractères abyssaux héréditaires. Mais le contraire reste concevable. C'est une étude à reprendre.

III. Les indications qui précèdent sont hypothétiques, sauf en ce qui concerne certaines formes *patula* qui semblent héréditaires. Les *Valvata*, par contre, présentent une admirable collection de faits singulièrement analogues au cas de nos Limnées. Si les belles études de Favre à leur sujet avaient paru avant que nous ayons entrepris nos recherches sur la *L. stagnalis*, il est même probable que nous eussions choisi la *Valvata antiqua* comme objet d'analyse. Favre a démontré, en effet, par une statistique étendue portant sur le polymorphisme de la *V. piscinalis* dans les stations actuelles du bassin de Genève et dans les dépôts coquilliers post-glaciaires: 1° Que tous les types *antiqua*, *piscinalis*, *alpestris*, *pulchella*, etc. dérivent de la même forme *alpestris minor*, laquelle était uniformément répandue dans les eaux lacustres et non-lacustres au paléolithique; 2° Que, dans les grands lacs, le type originel a cédé la place au type *antiqua*, pendant que dans les marais la forme *pulchella* dérivait en sens inverse de la souche commune *alpestris*; 3° Que cette double évolution s'est faite très insensiblement, présentant ainsi tous les caractères d'une orthogénèse.

Nous avons repris la question à titre de contrôle et pour comparer le cas à celui de nos Limnées. Nous avons ainsi mesuré environ 4000 *Valvata* vivantes et fossiles des environs de Neuchâtel et du Plateau vaudois. Sans entrer dans le détail des chiffres et des méthodes de mesure, voici, semble-t-il, ce qu'on peut conclure de la comparaison des deux groupes de faits:

1° Comme la *Limnaea stagnalis*, la *Valvata piscinalis* présente dans les lacs une forme qui sort complètement des limites de variation de l'espèce en eaux calmes (la variété *antiqua*).

2° Comme la première espèce, la seconde présente dans les eaux courantes une forme intermédiaire entre le type lacustre et le type d'eau stagnante: c'est la forme *piscinalis* (sensu stricto).

3° Comme les variations de la Limnée en milieux lacustres, celles de la Valvée est fonction du complexe agitation × substrat.

4° Comme en ce qui concerne la Limnée, on trouve dans les baies tranquilles des grands lacs des formes de *Valvata* ne sortant pas des limites de variation en eaux immobiles ou en eaux à courant léger.

5° Les deux espèces sont représentées dans les dépôts anciens par des formes actuellement non-lacustres, l'adaptation au milieu lacustre s'étant ainsi opérée très lentement dans les deux cas.

Les différences entre les deux espèces sont, par contre, les suivantes:

1° Chez la *Valvata* l'opposition des formes de lac et des formes non-lacustres est actuellement plus poussée qu'elle ne l'est chez la Limnée. Ce fait va de pair avec une plus grande adaptabilité de l'espèce, qui produit des variétés lacustres dans des lacs où la *Limnaea lacustris* n'existe pas, ou pas encore: les lacs de Zoug et des Quatre-Cantons par exemple, ou, à l'étranger, le Furesö (Danemark), les lacs d'Annecy et du Bourget, etc.

On peut donc dire, et cela est capital au point de vue de l'intelligence des adaptations conchyliologiques, que la *Limnaea stagnalis* se trouve actuellement en Suisse romande, dans l'état où se trouvaient les *Valvata* vers la fin du néolithique. Une telle constatation montre assez que l'adaptation aux milieux lacustres paraît être un phénomène général, indépendant des groupes taxonomiques, mais que les diverses espèces, selon leurs caractères biologiques, réagissent avec des vitesses et des plasticités différentes.

2° Dans la faune sublittorale, les *Valvata* présentent les mêmes caractères que sur le littoral, et même en plus accentué. Ce n'est que vers 50 m. de fond que l'on trouve à l'état d'ailleurs rabougri, des formes rappelant les types d'eau stagnante. Pour comprendre un tel fait, il importe de rappeler que les Valvées ne vivent que sur les plantes ou dans la vase, ce qui conditionne tout autrement que chez les Limnées l'adaptation aux milieux lacustres. D'ailleurs, il se pourrait que la forme *antiqua* constituât une race héréditaire assez répandue pour sortir de son milieu originel, tandis

que, comme nous l'avons vu, les *bodamica* ou *lacustris* héréditaires (races V et IV) sont loin de constituer l'essentiel des populations lacustres actuelles de l'espèce.

On voit donc, au total, que le cas des *Valvata* ressemble singulièrement à celui des *Limnées stagnalis*, bien qu'il y ait aucune parenté entre ces deux espèces (la Valvée est un Prosobranche et la Limnée un Pulmoné). Or, dans les deux cas, on peut expliquer l'accomodation des individus par la cinétogénèse. Les *Valvata* sont des coquillages coniques, operculés, à ombilic plus ou moins ouvert et à columelle présentant par conséquent la forme d'un cornet. Lorsque l'animal est secoué, il ne se cramponne pas comme la Limnée (réflexe patellaire), mais lâche aussitôt prise pour refermer sur lui-même son opercule après s'être rétracté plus ou moins rapidement. De plus, vivant ordinairement dans les marais, sur les plantes ou sur un fond garni de détritus, il est toujours, en milieu lacustre, à demi enfoui dans la vase. Dès lors, les mouvements de l'animal, dans les lacs, ont pour effet, non pas d'agrandir l'ouverture comme chez les Limnées (puisqu'ici l'ouverture est operculée), mais de rétrécir le cornet constitué par la columelle, et par conséquent d'allonger la coquille. C'est pourquoi celle-ci, presque planorbique dans les marais encombrés de végétation, est conique dans les canaux et allongée dans les lacs.

Tout cela n'est pas pure hypothèse. Sur les rives du lac de Zoug, à Oberwil, les *antiqua* lacustres donnent, par exemple derrière le mur protecteur dont nous avons parlé à propos des Limnées (voir § 10) une forme *piscinalis*. Cette forme démontre donc, par ses différences d'avec les *antiqua* vivant à quelques mètres de là, la part d'accomodation individuelle qui caractérise celles-ci.

Mais ailleurs la *Valv. antiqua* semble héréditaire. C'est ainsi que dans les mares datant de l'ancien lac de Neuchâtel (Maison-Rouge) et dans la Vieille Thielle ou Thielle même, on trouve, en conditions actuellement marécageuses, des *piscinalis* présentant une certaine proportion d'*antiqua* typiques.

En bref, chez les *Valvata* comme chez les Limnées, il semble exister des races lacustres héréditaires, orientées dans le même sens que les accomodations par cinétogénèse.

IV. Les Najades fourniraient également un beau contingent de faits si l'élevage de ces bivalves n'était pas bien compliqué. Tout le monde a cité des accomodations lacustres chez les *Unio* et les

Anodonta. Les formes rostrées sont typiques à cet égard: sur les grèves caillouteuses très exposées presque tous les individus développent, à l'avant de leur coquille, une sorte de rostre résultant évidemment, comme le disait déjà mon maître Paul GODET, des mouvements que fait l'animal « pour mieux pouvoir se cramponner au sol »[1]. Or, j'ai vu, dans la collection GODET, un exemplaire, né sur la grève et ayant été dans la suite enfermé entre les deux môles d'un port en construction: rostrée à ses débuts, la coquille a pris, à partir du milieu de sa croissance, une forme normale ! Il y a donc là la preuve de l'existence d'accomodation par cinétogénèse. A ces accomodats correspond-il quelque race héréditaire ? Il est difficile de ne pas en faire l'hypothèse lorsqu'on constate que les diverses espèces d'*Unio* diffèrent précisément entre elles par des caractères de ce genre.

V. Mêmes remarques à propos des *Planorbis*. FAVRE a décrit une orthogénèse très curieuse chez les *P. carinatus* lacustres, du paléolithique à nos jours. On a signalé dans le Bodan des formes lacustres *tenellus*, *lemniscatus*, *acronicus* appartenant au *P. albus*.

VI. Les *Ancylus* constituent le genre adapté par excellence aux conditions du milieu littoral. Sans spire, leur coquille en forme de capuchon semble faite pour adhérer aux pierres et résister aux mouvements de l'eau. Existe-t-il des variations dans la coquille en fonction de l'agitation de la nappe ambiante ? Nous avons cru constater que les formes du lac étaient légèrement différentes des formes de rivière, mais il faudrait une statistique étendue pour le prouver.

VII. Le fait a par contre été observé chez les *Patella* marines[2]: les exemplaires très exposés aux vagues sont plus déprimés que les individus protégés. Ce caractère des *Patella* littorales peut s'expliquer d'emblée par les mouvements de l'animal destinés à coller la coquille contre les rochers.

Mais que ces variations éventuelles des *Ancylus* et des *Patella* correspondent ou non à des races héréditaires, le problème en ce qui concerne de tels genres nous paraît être beaucoup plus général. Il est extrêmement frappant, en effet, de constater que, dans les groupes les plus éloignés de Gastropodes on retrouve des genres

[1] Paul GODET, *Catalogue des Mollusques du Canton de Neuchâtel*... in Bull. Soc. neuchât. Sc. nat., 1907, p. 150.
[2] Voir à ce propos RABAUD, *Le transformisme et l'expérience*, 2me éd., p. 85.

entiers présentant cette forme de capuchon par élimination de la spire: les *Fissurella*, les *Patella* et *Alcyon*, les *Siphonaria*, les *Ancylus* sont autant d'exemples de ce phénomène, que nous pouvons appeler la « patellisation »[1]. Or, la patellisation va de pair avec certaines habitudes motrices bien définies: représentation sur les rochers et réflexe patellaire. Il peut y avoir assurément dans chaque cas particulier quelque cause spéciale qui explique la perte de la spire, et ces causes peuvent différer complètement d'un cas à l'autre. Mais il n'y a pas de doute que, dans la mesure où la forme de la coquille est en corrélation avec certains réflexes ou certaines dispositions motrices héréditaires (or ces dispositions sont précisément ce qu'il y a de commun à tous les phénomènes de patellisation) le phénomène est comparable à celui de nos Limnées. La variété *lacustris*, comparée au type *stagnalis*, est en voie de se « patelliser »: la diminution de la spire et l'accroissement de l'ouverture vont de pair, dans cette variété, avec une écologie particulière qui est précisément celle de tous les « Patelloïdes ».

Nous ne prétendons nullement, cela va de soi, préjuger, par ces remarques, de la solution à apporter au problème de l'origine de la patellisation. Nous désirons seulement rappeler que, lorsqu'une structure anatomo-morphologique se prolonge en réflexes proprement dits, l'explication de cette structure doit tenir compte de ces réflexes, puisque eux aussi sont héréditaires. C'est à cet égard que la patellisation est comparable à la contraction raciale de nos Limnées: toutes deux constituent des caractères génotypiques allant de pair avec certains comportements et orientés dans le même sens que les accomodations individuelles dues à la cinétogénèse.

VIII. Quant aux Mollusques operculés qui constituent l'immense majorité des Gastropodes marins, s'ils ne présentent naturellement pas de modifications comparables à la patellisation, ils abondent par contre en autres caractères ressemblant eux aussi à des accomodations par cinétogénèse. C'est le moment de rappeler les faits si suggestifs accumulés par Cope en ce qui concerne la torsion de la columelle et les plis en relation avec l'activité du muscle columellaire (voir § 22). Ces caractères héréditaires sont tous orientés dans la même direction que certaines accomodations faciles à étudier, celles,

[1] M. Fritz Carpentier, conservateur à l'Institut van Beneden, à Liége, nous a suggéré cette expression pour désigner un phénomène dont il a été frappé lui-même bien avant nous.

par exemple dont nous venons de parler à propos des *Valvata* (chiffre III).

IX. A rappeler, en outre, la célèbre observation de HYATT sur la rainure de la coquille des Nautiloïdes et des Céphalopodes voisins: cette rainure apparemment due au frottement des tours de spire les uns sur les autres, se produit chez l'embryon indépendamment de tout contact ! [1].

X. Enfin, il faut citer l'opinion de NAEF [2], suivant laquelle la torsion même qui constitue le trait anatomique et morphologique le plus caractéristique des Gastropodes, serait corrélative des mouvements de l'animal. L'ancêtre pélagique de cette classe de Mollusques n'aurait pu adapter à la vie rampante sa coquille exogastrique que moyennant une torsion de 180°, la rendant endogastrique. Le stade *veliger* serait le témoin de ce processus.

CONCLUSION. — Sans nous prononcer sur la hardiesse de cette dernière hypothèse, nous pouvons tirer des remarques qui précèdent une conclusion utile: c'est que, loin d'être exceptionnel, le cas de la *Limnaea stagnalis* est extrêmement représentatif de la variation chez les Mollusques. Dans les conditions les plus diverses, on peut observer sur la coquille l'apparition de caractères héréditaires qui simulent entièrement certaines modifications non-héréditaires, dues elles-mêmes à des accommodations par cinétogénèse. Nous nous garderons naturellement d'expliquer *obscurum per obscurius*, et de faire appel, dans la suite, à autre chose qu'aux résultats de l'analyse de nos seules Limnées. Mais il fallait quelques points de comparaison pour permettre d'énoncer correctement notre problème. Le problème est donc celui-ci: Comment expliquer l'apparition de génotypes adaptés à un certain milïeu lorsque ces génotypes semblent constituer le prolongement, par leur structure et leur comportement, des accommodations phénotypiques dues à la cinétogénèse ?

§ 27. — ESSAI DE CLASSIFICATION DES HYPOTHÈSES EXPLICATIVES POSSIBLES.

On a coutume de considérer les biologistes modernes comme répartis en deux clans: les partisans et les adversaires de l'hérédité

[1] Voir COPE, *op. cit.*, pp. 405-422.

[2] NÆF, Ad., *Studien zur generellen Morphologie der Mollusken.* Ergeb. u. Fortschr. d. Zool. 3, 1913, p. 73-164.

des caractères acquis. Les uns admettraient que le milieu ambiant exerce une action sur le patrimoine héréditaire de l'espèce, et cela par l'intermédiaire du soma, les autres nieraient cette action et expliqueraient l'adaptation par une sélection après coup de caractères apparus indépendamment du milieu. Une alternative aussi simple n'a certainement aucune valeur, et si les formules des deux écoles en présence n'avaient chacune qu'un sens possible, il y a longtemps sans doute que la question serait réglée. En réalité, sous le signe de la non-hérédité des caractères acquis se groupent les esprits les plus différents, et l'on en pourrait dire autant des partisans, moins nombreux aujourd'hui, de l'hypothèse lamarckienne. Mais, pour discerner la diversité des thèses, ce n'est pas seulement à ce que disent les auteurs qu'il faut se référer, c'est à ce qu'ils ne disent pas. Les idées de derrière la tête ont plus d'importance en science qu'il n'est bon ton de l'admettre. Et, pour les atteindre, il n'est pas toujours nécessaire de chercher au-delà de l'ouvrage d'un auteur: il n'y a qu'à se refuser de prendre trop au sérieux ses déclarations de principe et à voir simplement comment il aborde les questions.

Cela dit, il n'y a pas deux, mais au moins quatre hypothèses explicatives en jeu dans la biologie contemporaine. Cherchons à les dégager et à les définir en fonction des données de notre étude.

I. Il y a d'abord l'hypothèse de l'hérédité de l'acquis, au sens strict du mot. De ce point de vue, il n'y aurait aucune différence, sinon de degré, entre la contraction génotypique et la contraction phénotypique de nos Limnées lacustres: toute accommodation retentit plus ou moins sur le patrimoine de la race, et la contraction héréditaire ne constituerait ainsi que la somme des contractions acquises par les ancêtres des individus actuels. S'il existe plusieurs races de contraction distincte, c'est simplement que ces lignées ont été soumises à l'action des vagues durant des temps et à des intensités qui diffèrent d'un cas à l'autre. La race V serait la plus ancienne, ou celle qui a subi les plus fortes actions du milieu lacustre, la race IV viendrait ensuite, etc.

Deux tendances dominantes paraissent ainsi définir cette première hypothèse explicative: 1° le milieu façonne les génotypes; 2° il y a identité de nature entre l'accommodation individuelle et l'adaptation héréditaire.

II. A cette thèse extrême s'oppose une autre thèse extrême:

les variations se produisent au hasard, c'est-à-dire en toute indépendance du milieu, mais elles sont soumises après coup à une sélection exercée par le milieu. De ce point de vue, la contraction héréditaire de nos races IV et V serait apparue pour des raisons sans rapport aucun avec les causes de la contraction par accommodation. Mais ces variations fortuites (fortuites par rapport au milieu extérieur) auraient été éliminées des marais, tandis qu'elles se seraient trouvées dans les lacs en conditions propices à leur développement.

Les deux caractères essentiels de cette thèse sont : 1° la production des génotypes est indépendante du milieu ; 2° il n'y a aucun rapport entre l'accommodation individuelle et l'adaptation héréditaire.

III. On appelle mutationnistes les partisans de l'hypothèse II. Mais, parmi les mutationnistes, se trouvent des esprits entièrement opposés, qui ne craignent pas l'hérédité de l'acquis à cause du caractère finaliste souvent attribué (et d'ailleurs à tort) à l'idée d'adaptation, mais bien parce qu'il leur répugne de concevoir l'organisme comme dépendant mécaniquement du milieu extérieur. Alors que les auteurs se rattachant à la thèse II unissent le mutationnisme au mécanisme le plus antivitaliste, les auteurs dont nous parlons maintenant font au contraire de la mutation une idée vitaliste ou tout au moins préformiste. L'organisme, pour eux, est riche de virtualités qui surgissent lorsqu'il le faut, mais ne sont en aucune manière créées par le milieu.

Selon cette thèse, les variations sont donc préformées, et le milieu les met en évidence sans les déterminer. La contraction génotypique de nos races IV et V faisait ainsi partie, avant même qu'il y eut des lacs, de la gamme des variations possibles de l'espèce. Ces races se sont constituées dans les lacs à titre de modification visible, mais ce n'est pas le milieu lacustre qui est cause de la contraction. Celle-ci n'aurait pu également se déclencher en d'autres circonstances s'il l'avait fallu.

Les deux caractères de cette explication sont ainsi que : 1° les génotypes nouveaux sont déclenchés et non causés par le milieu ; 2° il n'y a pas de rapport entre l'accommodation individuelle et l'adaptation héréditaire.

IV. On peut enfin concevoir une action du milieu sur le germe, action telle que la variation héréditaire résulte non pas de toute modification du soma, quelle qu'elle soit, mais d'une activité morphogénique spéciale de l'organisme permettant de fixer les accom-

modations. Dans cette hypothèse, toute contraction par accommodation n'entraînerait pas, sans plus, une variation héréditaire, mais la contraction raciale serait due à une réaction de l'organisme au milieu extérieur, réaction ayant pour effet de fixer le caractère acquis au contact du milieu. Une telle interprétation maintiendrait donc la distinction des mutations et des accommodats, mais admettrait la possibilité pour certaines mutations, de rendre héréditaire l'accommodation acquise.

Deux caractères différencient cette thèse des trois précédentes: 1° les génotypes nouveaux sont dus à une interaction du milieu et de l'organisme: 2° il y a discontinuité entre l'accommodation individuelle et l'adaptation héréditaire, la première constituant une réaction comparable à la seconde, mais située à une échelle distincte.

Dans ce qui suit, nous allons chercher simplement à doser la probabilité des arguments favorables ou défavorables à chacune de ces hypothèses. Nous sommes sincèrement convaincu de l'impossibilité qu'il y a à tirer des faits établis à propos de nos Limnées, aucune démonstration proprement dite de la validité ou de l'insuffisance de telle ou telle doctrine. Mais nous croyons qu'aucune expérience cruciale n'est réalisable dans ce domaine: l'expérimentation la plus rigoureuse ne saurait établir si un caractère nouveau est vraiment acquis ou s'il n'est que la manifestation d'une virtualité donnée. Le rôle des faits ne peut être d'imposer un langage plutôt qu'un autre. La seule chose que l'on puisse espérer, c'est de montrer la plus ou moins grande probabilité d'une interprétation par rapport aux interprétations rivales. Le jour où telle thèse deviendra réellement trop compliquée, à cause de la quantité des hypothèses supplémentaires qu'elle exigera, on l'éliminera simplement, mais sans pouvoir démontrer sa fausseté proprement dite. C'est à ce point de vue qu'il est utile d'accumuler des faits analogues à celui de nos Limnées et de les discuter dans le détail: grâce à leur nombre ils finiront bien par rendre plus vraisemblable une interprétation plutôt qu'une autre, comme les faits astronomiques ont rendu l'hypothèse de Copernic plus probable que la thèse géocentrique, bien que celle-ci ne puisse être logiquement réfutée.

§ 28. I. — L'hérédité de l'acquis.

Les arguments favorables à cette thèse nous paraissent les suivants:

1° La contraction de la coquille semble constituer le type des caractères d'ordre mécanique, par conséquent des caractères soumis à l'action du milieu. On comprend bien comment une variation de couleur et même l'hyper -- ou hypocroissance d'un organe puissent résulter d'une modification germinale relativement indépendante du milieu extérieur. Mais on voit mal comment un caractère d'ordre mécanique excipe d'autres causes que des causes mécaniques.

2° La ressemblance frappante de la contraction raciale et de la contraction individuelle due à la cinétogénèse augmente le poids de cette argumentation. Puisque nous voyons en toute clarté comment la contraction individuelle résulte, dans les lacs, des mouvements de l'animal durant sa croissance, nous avons peine à admettre que les races lacustres contractées proviennent d'autre chose que du prolongement de ce processus.

3° Trois circonstances accroissent encore la probabilité de l'interprétation: A. Les races contractées n'existent que dans les lacs, c'est-à-dire là même où l'animal réagit sans cesse au milieu par un ensemble de mouvements favorables à la contraction; B. La contraction des races lacustres est fonction de la grandeur des lacs, donc de leur agitation différentielle: la race V n'existe que dans les lacs de Neuchâtel et de Constance (ainsi qu'en Suède), et non dans le Léman (on a vu pourquoi), ni dans les lacs de Morat, de Bienne, dans les lacs danois, italiens, etc.; la race IV est représentée par contre dans le Léman, dans les lacs de Bienne, Morat, le Julsø, etc., mais non pas dans les petits lacs comme ceux de Joux, de Sempach, de Hallwyl. Or, à supposer que la race V ne puisse vivre dans les marais, qu'est-ce qui l'empêcherait de prospérer dans le Léman, ou dans les lacs de Bienne et de Morat ? C. Non seulement ces races ont une répartition qui, de lac à lac, est réglée par l'agitation de l'eau, mais encore, au sein d'un lac donné, elles ont un habitat spécialisé selon le même facteur: la race III habite les endroits les plus abrités, la race V les plus exposés et la race IV les conditions moyennes. L'exemple le plus frappant est celui du lac de Neuchâtel, dont la rive sud est privée des formes de race V, parce que moins exposée que la rive nord. Or, on comprend bien pourquoi la race III, peu contractée, ne s'aventure pas sur les grèves trop battues par les vagues; mais pourquoi donc la race V, qui est mieux adaptée encore que la race IV, n'a-t-elle pas envahi toute la rive sud ?

Il semble donc que, loin d'apparaître au hasard, cette race V ne se soit formée que sur les littoraux spécialement exposés.

4° On fait souvent valoir, contre l'hérédité de l'acquis, un argument pouvant être très fort en certains cas: un caractère, s'il est acquis sous l'influence du milieu, devrait, par cela même, être reversible. Voici, par exemple, une plante alpine transplantée en plaine et conservant ses caractères alpins: si c'était le milieu alpin qui était cause de la modification, disent les anti-lamarckiens, le milieu de plaine devrait aussitôt la faire disparaître, puisqu'elle n'est plus adaptée. Dans le cas de nos Limnées, l'argument serait sans valeur. Le milieu lacustre nécessite, en effet, une certaine contraction de la coquille, mais le milieu d'eau stagnante ne nécessite en rien un allongement réciproque: si les formes allongées ne peuvent vivre sur les littoraux très exposés, les formes les plus contractées pourraient, par contre, prospérer n'importe où. Nous l'avons montré en élevant la race V dans une mare du Plateau vaudois. La *Limnaea auricularia*, espèce très contractée et répandue dans tous les milieux suffit d'autre part à prouver que la contraction n'est pas un obstacle à la dissémination d'une espèce. Si donc les races IV et V s'étaient formées indépendamment des lacs, on devrait les trouver dans les conditions les plus diverses ou, tout au moins, dans tous les lacs-étangs et dans tous les petits lacs. Or, il n'en est rien.

5° Enfin, le peu que nous savons du passé post-glaciaire de l'espèce suffit à montrer que l'évolution des *stagnalis* lacustres ressemble à celle des *Valvata antiqua*, c'est-à-dire qu'il y a eu variation lente et progressive. Or, comment expliquer les faits d'orthogénèse sans faire appel à l'action du milieu ? Sans doute, le matériel paléontologique le plus riche, comme celui des Paludines de NEUMAYR, n'exclut pas la possibilité de mutations: les premiers mutants, perdus pour la fossilisation, auraient néanmoins fait souche et le caractère nouveau serait ainsi parvenu à dominer les anciens. Mais on ne comprend pas, dans cette dernière hypothèse, le rôle exact du temps: pourquoi la mutation ne s'est-elle pas produite plus tôt ou plus tard ? Dans l'idée d'une orthogénèse en fonction du milieu, par contre, le rôle du temps apparaît nécessaire: les actions infinitésimales exercées par le soma sur le germe s'additionnent et finissent par donner naissance à des modifications macroscopiques. On voit dès lors pourquoi les variétés IV et V n'existent pas dans les lacs jeunes, et pourquoi une orthogénèse peut s'étendre sur des

siècles. Il a fallu ainsi un million d'années aux Paludines de Slavonie pour acquérir leurs ornements, et cela dans un milieu où toutes les espèces ont varié simultanément dans la même direction. Il a fallu sept millions d'années aux Cérthes de l'Eocène pour évoluer dans les limites définies par Boussac [1]. On comprend que 10.000 à 30.000 ans n'aient pas été de trop pour permettre la formation de nos races IV ou V, et que les variations d'un lac à l'autre puissent tenir en partie à l'âge du peuplement de ces lacs.

Certes, les anti-lamarckiens restent insensibles à de tels arguments. Il ne se produit rien en 10 générations, constatent-ils: comment se produirait-il quelque chose en 100.000 générations, puisque 100.000 multipliés par zéro donnent toujours zéro ? Mais c'est ici le lieu d'invoquer la notion du virtuel, dont le mutationnisme sait user quand il le faut: un résultat invisible, à notre échelle de mesure, est-il nécessairement inexistant, et 100.000 modifications invisibles, prises chacune à part, ne peuvent-elles donner ensemble un résultat très visible ?

Telles sont les raisons qui militent en faveur d'une explication par l'hérédité de l'acquis de l'origine de nos races lacustres IV et V. Passons maintenant aux arguments contre:

1° L'expérience en laboratoire donne des résultats négatifs. On a vu, en effet, que les Limnées de Monsmier produisaient, en agitateur, une morphose légèrement contractée par rapport aux parents (1,71 au lieu de 1,83), mais que la première génération issue de cette morphose retournait immédiatement au type originel. Ce résultat négatif concorde avec tout ce que nous savons aujourd'hui à la suite d'un nombre considérable d'essais dans tous les domaines: aucune expérience n'a pu établir avec certitude la transmission héréditaire des caractères acquis. Ajoutons immédiatement que si nette que soit cette conclusion, elle ne saurait prouver non plus la non-hérédité de l'acquis: on ne démontre, en effet, jamais la non-existence d'un phénomène. De plus, les considérations sur le temps, auxquelles nous venons de faire allusion, sont de nature à faire réfléchir sur la portée réelle des expériences négatives. Mais le fait est là que nous ne saisissons jamais sur le vif une transmission de caractère acquis. Or, si ce processus d'hérédité était courant, on devrait, semble-t-il, pouvoir en déceler à coup sûr les manifestations

[1] Voir E. Gagnebin, in: *Le Transformisme*. Vrin, 1927. p. 54.

in vitro. Puisqu'il n'en est rien, force est de conclure au moins à l'existence de seuils, seuils d'intensité ou seuils de durée, en deça desquels il ne saurait se transmettre quoi que ce soit, mais au delà desquels la transmission reste possible.

2° Les races IV et V n'existent pas dans tous les lacs et ne sont apparues que tard dans celui de Neuchâtel. Ces faits indiquent que le milieu lacustre ne réussit pas à produire immédiatement les races ni même les accomodations qui seraient nécessaires à une adaptation au milieu. Une telle limitation exclut l'hypothèse suivant laquelle l'organisme est modifiable sans plus sous la pression des facteurs extérieurs. Sans doute on peut supposer, comme nous l'avons fait tout à l'heure, que des actions infinitésimales préparent les résultats macrocospiques. Toujours est-il que des seuils semblent de nouveau conditionner un tel processus.

3° Il existe des individus de forme non seulement *intermedia*, mais même *lacustris*, qui, en aquarium, donnent une descendance rentrant immédiatement dans le domaine de variation des races non-lacustres (race III). Même conclusion que précédemment: s'il y a hérédité de l'acquis, elle est pour le moins limitée par des seuils. De plus, l'existence de races discontinues (III et IV, voisines l'une de l'autre, et V, très distincte des précédentes) montrent que ces seuils convergent avec ce que nous savons des mutations: sous la continuité apparente des populations mixtes et des accommodations en nature, les discontinuités réelles peuvent demeurer masquées.

4° La meilleure preuve que l'organisme ne subit pas passivement les actions du milieu, est le paradoxe sur lequel nous avons insisté précédemment (p. 397): à une faible agitation, en milieux lacustres, correspond une forme plus allongée que le type de l'espèce. De même que les *Valvata* de Favre, vers la fin du néolithique, se sont scindées dans le Léman en deux lignées antagonistes, les *pulchella*, qui ont disparu depuis, et les *antiqua*, qui ont triomphé, de même les *Limnaea stagnalis* paraissent se scinder d'abord, en présence des milieux lacustres, en deux formes contraires, les *subula* (cf. le néolithique de la Tène) qui disparaissent ensuite, du moins à titre de phénotype indépendant, et les *lacustris-bodamica* qui l'emportent peu à peu. Un tel fait ne parle guère en faveur d'une action coercitive du milieu sur le patrimoine héréditaire. Il suggère plutôt l'idée de

deux solutions essayées tour à tour par l'espèce en fonction de ses possibilités de variation. Tout au moins, s'il ne s'agit pas ici d'une disjonction de virtualités, y a-t-il dans un tel processus l'indice d'une activité de l'organisme: l'être vivant ne subit pas le milieu avec passivité, mais réagit en construisant de nouveaux génotypes.

5° Enfin, il faut rappeler qu'on ne saurait parler en biologie de caractères isolés. La contraction de la coquille va de pair avec un certain albinisme et, par conséquent, bien d'autres modifications. Faisant ainsi partie d'un complexus ou d'un syndrome, la contraction ne saurait résulter d'une action simple du milieu. Nous sommes donc ici encore ramenés à la notion du seuil.

La conclusion à tirer de cette discussion est donc que l'action du milieu sur la formation des génotypes contractés semble extrêmement probable. Seulement, si elle existe, il ne saurait être question d'une action simple, que l'animal subirait passivement. On ne peut concevoir, dans le cas particulier, qu'une action déclenchant une activité en retour, de la part de l'animal. De plus, à supposer que cette réaction de l'organisme ait eu un effet sur son hérédité, il faut supposer l'existence de seuils, en deça desquels l'effet serait nul: seuils d'intensité et de durée, ou seuils constitués par les autres caractères du syndrome dont fait partie la contraction. La discontinuité introduite par cette notion de seuils expliquerait la présence de races distinctes et plus ou moins séparées.

L'ensemble de ces considérations limite donc singulièrement la notion d'une hérédité simple de l'acquis et nous ramène à la solution IV.

§ 29. — II. Mutations se produisant au hasard et sélection après coup.

Cette seconde solution consiste à admettre que les formes *lacustris-bodamica* ont pu se produire n'importe où, par mutations indépendantes du milieu, et que, le lac ayant éliminé les formes allongées, ces variétés contractées auraient peu à peu envahi tous les littoraux exposés. De plus, les races contractées, ainsi « préadaptées » (par hasard) aux milieux lacustres, n'auraient pu se développer en eaux stagnantes, parce que non adaptées à de tels milieux.

Deux points sont à considérer ici: l'hypothèse de la mutation se produisant au hasard et celle de la sélection des génotypes (y compris la sélection à effets créateurs, telle que Tower l'a décrite à tort ou à raison). Nous examinerons ces deux points séparément.

A. Les mutations indépendantes du milieu.

Il est une hypothèse irréfutable mais indémontrable que l'on pourra toujours faire: c'est que les génotypes contractés sont apparus par mutation fortuite indépendamment du milieu lacustre.

Voici ce que l'on peut dire en faveur d'une telle solution. En étudiant les adaptations de certains Pulmonés terrestres aux milieux alpins (la *Tachea sylvatica*, par exemple), nous avons pu montrer [1] que plus les espèces étaient variables en plaine, plus elles montaient haut sur les montagnes: les phénotypes de petite taille adaptés aux altitudes sont dans ce cas préformés dans le polymorphisme de l'espèce en plaine, et il suffit d'une sélection pour expliquer la différence des formes de 500-1000 m. et de celles de 2000-2500 m. Supposons maintenant que les petites formes, ainsi « préadaptées » par hasard aux milieux alpestres disparaissent des plaines, pour une raison ou pour une autre: on aura dans ce cas l'illusion d'une action directe du milieu alpestre sur l'hérédité de l'espèce. Pourquoi n'en serait-il pas de même en ce qui concerne nos Limnées lacustres ?

Trois arguments principaux nous paraissent devoir exclure une telle interprétation. Ils en réduisent du moins la probabilité à peu de chose:

1° Il n'y a aucune raison, si les races IV et V sont apparues au hasard, un peu partout, pour qu'elles aient été éliminées des stations non-lacustres. Ces races sont aussi vigoureuses en aquarium que les races allongées. Nous avons pu élever avec succès la race V dans une mare du Plateau vaudois: on ne voit donc pas pourquoi elle n'aurait pas prospéré dans tous les marais. On peut il est vrai admettre qu'elle s'est développée quelque temps dans de tels milieux mais qu'elle a été « dominée » par des hybridations continuelles avec les races allongées. Seulement, nous avons vu que l'hybridation

[1] *Corrélation entre la répartition verticale des Mollusques et les indices de variation spécifique*, Revue Suisse de Zoologie, vol. 28 (1920), p. 125.

des races I et V donne un produit exactement intermédiaire, de forme analogue à celle de la race III et se disjoignant dès la seconde génération. On trouverait donc des individus typiques de races IV et V dans tous les marais, si ces races y étaient représentées. En réalité, ces races n'habitent que les lacs et, si on ne les trouve même pas dans les mares circa-lacustres, c'est que ces mares n'existent que sur les rivages marécageux, lesquels constituent précisément, à cause de leur substrat, l'habitat préféré de la race III et non des races IV-V.

Dire, enfin, que les génotypes IV-V se sont produits par hasard dans les lacs et jamais dans les marais, serait ne plus rien dire du tout.

En bref, l'hypothèse du hasard, bien que logiquement irréfutable, apparaît, dans le cas de nos Limnées, comme entièrement gratuite: on comprend bien pourquoi le lac a éliminé les formes allongées, mais on ne comprend nullement pourquoi les marais auraient entraîné l'extinction des formes contractées. Or, lorsqu'on constate combien le cas de nos Limnées est général (cf. *Gulnaria*, *Valvata*, etc.) on ne peut s'empêcher de trouver que la probabilité de l'hypothèse des mutations fortuites diminue d'autant. Admettons, en effet, que pour des causes inconnues le milieu propre aux marais ait anéanti les races IV et V. Mais pourquoi a-t-il éliminé également les *Limnaea patula*, les *Valvata antiqua*, etc., qui sont si communes dans les lacs. Si c'est pour une cause générale, on ne pourra s'empêcher d'admettre alors que le milieu agit sur l'orientation des mutations; et si c'est pour des causes diverses, variant suivant les cas, on ne pourra que rester sceptique sur la nature de ce Hasard, qui, avec les moyens les plus variés, finit toujours par faire trouver aux mutations le milieu où elles ressembleront le mieux aux accommodations par cinétogénèse...

2° En ce qui concerne les stations non-lacustres, nous spéculons dans le vide, puisque nous ne savons ni ce qui a pu produire ni ce qui a pu anéantir en de tels milieux les génotypes IV-V. Il est heureusement un argument beaucoup plus pressant: c'est celui des lacs dans lesquels ne vivent pas les races en question.

En Suisse romande, la race V n'existe que sur les littoraux les plus exposés de la rive nord du lac de Neuchâtel. D'après l'hypothèse des mutations fortuites, ce génotype a cependant dû apparaître en une période donnée de l'histoire de l'espèce sur toutes sortes de

points à la fois[1]. Admettons, malgré les objections précédentes, que cette race nouvelle a été éliminée de toutes les eaux stagnantes, pour se développer dans le lac seul. Mais alors pourquoi n'est-elle pas plus répandue dans les lacs eux-mêmes ? Pourquoi ne s'est-elle pas formée aussi sur la rive sud du lac de Neuchâtel ? Pourquoi surtout n'est-elle pas apparue dans les lacs de Bienne et de Morat ? Dans l'hypothèse de l'action du milieu, tout cela va de soi: ces trois derniers milieux n'ont pas nécessité une transformation des lignées allant jusqu'à la forme V, et la race IV a suffi à l'adaptation de l'espèce à ces conditions. Mais dans l'hypothèse des mutations fortuites, on ne voit absolument plus pourquoi la mutation V ne s'est pas constituée ou ne s'est pas conservée dans tous les milieux lacustres. Dire, en effet, qu'un milieu très exposé comme la rive Gléresse-Douanne, sur le lac de Bienne, a éliminé les mutations V qui ont pu y apparaître, alors que ce milieu est peuplé de formes IV, et surtout alors que la forme V habite, dans le lac de Neuchâtel, des stations certainement plus abritées (comme celle du port d'Hauterive), dire tout cela, ce serait s'aventurer en plein arbitraire.

D'autre part, pourquoi la forme V, si commune dans les lacs de Neuchâtel et de Constance, est-elle absente du Léman ? Dans l'hypothèse de l'action du milieu, on peut expliquer cette absence en disant soit que le Léman, étant plus près des sources de l'ancien glacier du Rhône, a été habité moins longtemps par les Limnées que les lacs plus rapidement débarrassés des glaces, soit que ses conditions d'agitation et de substrat diffèrent de celles des deux autres lacs. Ces hypothèses semblent justifiées par le fait que la plupart des espèces présentent un caractère lacustre moins accentué dans le Léman que dans le Bodan ou le lac de Neuchâtel (Limnées, Planorbes, Anodontes, etc.). Dans l'hypothèse des mutations fortuites, on ne comprend rien au contraire à ces différences: non seulement la race V aurait dû apparaître dans le Léman, mais elle y aurait trouvé le terrain de développement le plus propice, puisque les races III et IV y prennent, pour s'adapter au milieu, des formes simulant celles de la race V ! (station à 1,37 de Crans près Nyon).

Si nous passons de la race V à la race IV, nous pouvons faire exactement les mêmes raisonnements. Cette race existe dans le

[1] Rappelons que cette race V existe également au Bodensee, en Suède, etc.

Léman, le Bodan, les lacs de Neuchâtel, de Bienne et de Morat. Mais elle est absente des lacs d'Annecy et du Bourget, de Thoune et de Brienz, de Zoug et des Quatre-Cantons, etc. Or, dans ces lacs, une telle forme serait non seulement utile (comme le serait la race V dans le lac de Bienne), mais presque nécessaire à l'adaptation de l'espèce au milieu. En effet, les formes allongées qui habitent ces nappes (à Zoug, par exemple) y sont manifestement désadaptées (spires ébréchées, etc.) et ne s'aventurent guère au-delà de rares stations plus ou moins dispersées. Pourquoi donc, à défaut de race V, la race IV n'est-elle pas apparue en de tels lacs ? Dans l'hypothèse d'une action du milieu, on peut dire que ces lacs sont trop jeunes, parce que près des Alpes, ou que leurs conditions d'agitation, quoique propices au développement de formes IV-V qui seraient venues d'ailleurs, n'ont pas suffi à produire de telles races (ce sont des lacs peu étendus et découpés). Mais, surtout, dans l'hypothèse d'une réaction de l'animal au milieu, on peut concevoir une infinité de possibilités. Si la contraction est un caractère utile, mais non nécessaire, à l'adaptation de l'espèce au milieu lacustre, on peut fort bien admettre que dans certains lacs de faible étendue l'espèce ait subi le milieu sans réagir (d'où l'absence de toute variation), tandis que dans les grands lacs l'espèce ait réagi [1]. De même certains peuples sont parvenus à des inventions techniques que d'autres ont ignorées... Au contraire, dans l'hypothèse des mutations fortuites on ne comprend absolument pas pourquoi des mutations qui se sont sans doute produites entre le néolithique et les temps historiques, dans le lac de Neuchâtel, ne se sont pas formées dans tous les lacs de Suisse.

En bref, si les races IV et V étaient issues de mutations fortuites, elles devraient exister dans tous les milieux lacustres. A supposer, en effet, que les milieux non-lacustres les aient éliminées lors de leur apparition — l'on ne comprend d'ailleurs pas pourquoi — on n'en saurait dire autant des milieux lacustres eux-mêmes, tels que les nappes de la Suisse centrale, puisque les formes IV et V sont précisément des races « préadaptées » aux lacs, et que ces lacs contiennent tous à des degrés divers l'espèce *stagnalis*. L'absence des races IV et V dans un grand nombre de lacs constitue ainsi un argument qui nous

[1] Il faut surtout se rappeler que l'état actuel des Limnées des lacs de Zoug, etc., était celui du lac de Neuchâtel au néolithique, ce qui laisse entrevoir la possibilité d'une évolution future dans le sens des races IV-V.

semble fort gênant contre l'hypothèse des mutations fortuites, alors qu'il n'a rien d'embarrassant dans la conjecture d'une action du milieu.

3º Une troisième objection peut se fonder sur des considérations très générales auxquelles on attribue malheureusement trop peu d'importance dans les discussions courantes: si les races nouvelles naissent par mutations fortuites, comment trouvent-elles après coup le milieu qui leur convient ? On laisse entendre tout simplement que le milieu approprié est atteint par hasard. Mais on néglige ainsi systématiquement un élément sur lequel nous avons dû insister à propos de nos Limnées: la psychologie de l'animal. En effet, ce qui constitue la condition la plus nécessaire à la découverte du milieu approprié, c'est l'adaptation de l'équipement psycho-moteur aux principales conditions ambiantes. Ainsi, une Patelle (pour pousser à la limite le cas des Limnées lacustres) a bien trouvé son milieu, non seulement parce que sa coquille est d'une forme telle que l'animal puisse résister aux vagues, mais encore et surtout parce que la puissance de ses réflexes patellaires la met à l'abri de toute aventure. Sur le sable, au contraire, la bête serait perdue, parce que son équipement réflexe ne lui servirait plus à rien. Or, on raisonne, en général, comme si la forme extérieure, étant donnée par hasard, il suffisait à l'animal de trouver un milieu approprié pour qu'il se construise aussitôt réflexes, tropismes et habitudes adaptés. Si l'argumentation est correcte en ce qui concerne l'habitude, elle est par contre singulièrement fragile, eu égard aux réflexes et aux tropismes. Ces réflexes sont, en effet, héréditaires et, de toute nécessité, il faut qu'ils soient exactement adaptés au milieu pour que l'animal survive. Or, loin de se construire après coup, lorsque l'animal, doté par mutation de telle nouvelle forme, trouve un milieu convenable, le réflexe apparaît dans certains cas, lié à la forme elle-même. Dans l'exemple de la Patelle et du réflexe patellaire, le lien est si évident qu'il est vain de se demander si c'est la forme qui explique le réflexe ou le réflexe la forme: la patellisation et le développement du réflexe patellaire ne sont qu'un seul et même phénomène.

Or, le cas est identique chez nos Limnées: partout où la mutation génotypique ressemble à une accommodation par cinétogénèse, la forme nouvelle de l'animal se prolonge en certains comportements psycho-moteurs convenant spécialement à certains milieux. A cet égard, le fait que la race V habite précisément les endroits les

plus exposés aux vagues, la race IV les endroits moyennement exposés et la race III les endroits relativement abrités est assurément troublant. Comment ces races ont-elles fait pour trouver leurs milieux, si leur formation a été indépendante des conditions ambiantes ? Si c'est par hasard, répétons ce que nous avons déjà dit à propos de l'hérédité de l'acquis: on comprend bien pourquoi la race III ne s'expose pas aux endroits les plus venteux, mais on ne saisit pas pourquoi les races IV et V ne se développent pas n'importe où, dans les lacs, au lieu de choisir les localités qui semblent « faites pour elles » ? Entre l'hypothèse d'une harmonie préétablie des réflexes et du milieu extérieur et l'hypothèse d'une action des conditions ambiantes sur l'hérédité psycho-morphologique, la moins mystérieuse des deux est tout de même la seconde...

B. La sélection en milieu lacustre.

La contre-partie nécessaire de l'hypothèse des mutations fortuites est celle-ci: apparues n'importe où, les mutations de races IV et V se seraient spécialisées dans les lacs, parce que le milieu lacustre, en éliminant les génotypes allongés, leur aurait laissé la place libre. Nous abordons ainsi un point essentiel de l'argumentation mutationniste courante: pour qu'une forme nouvelle puisse se développer, il faut évidemment, selon cette théorie, que les génotypes mélangés, dans les populations mères se séparent progressivement, grâce à une sélection continue.

Nous pouvons faire, à cet égard, trois hypothèses différentes:

a) Il se pourrait que les races IV et V aient existé de tous temps dans les marais et y existent encore, mais que, leur nombre étant très faible, elles soient constamment dominées par les races allongées. Leurs gènes existeraient ainsi à l'état latent un peu partout. Mais, les lacs éliminant les génotypes allongés, ces races IV et V se développeraient en milieux lacustres, à l'état de plus en plus pur, d'où l'opposition des populations *lacustris-bodamica* et des populations non-lacustres.

b) Il se pourrait, en second lieu, que les races IV et V soient apparues seulement à une date récente, mais que, grâce à l'élimination en milieux lacustres des génotypes I-III, leur développement dans les lacs se soit opéré avec une grande rapidité.

c) On peut enfin faire une hypothèse bien peu vraisemblable, mais dont il faut tenir compte à tout hasard. On sait que, lorsqu'on croise entre eux les extrêmes d'une population pure, les produits de ces croisements ne sortent jamais du domaine de variation de la population considérée. Si l'on obtient, par accouplement des extrêmes, un écart progressif par rapport aux limites de variation de cette population, c'est que celle-ci était impure. Ce résultat, établi par JOHANNSEN a été vérifié dans un très grand nombre de cas. Seul TOWER prétend avoir obtenu, en croisant entre eux les extrêmes de chacune des générations d'une lignée pure, la production de génotypes s'écartant de plus en plus, et finissant même par sortir complètement du domaine de variation des ascendants. Un certain scepticisme est aujourd'hui de mise en ce qui concerne ce phénomène de TOWER et l'on peut, tout au moins, se demander si sa lignée était pure. La question est d'ailleurs peut-être insoluble, puisque le critère de la pureté d'une lignée est justement sa constance.

Quoi qu'il en soit, on peut faire l'hypothèse en ce qui concerne nos Limnées, d'un « phénomène de Tower » se produisant en milieu lacustre: les lignées de lac étant sans cesse privées, grâce à l'action destructrice des vagues, de leurs individus les plus allongés, les individus contractés restant auraient donné naissance, par sélection progressive, à des génotypes IV et V, sortant des limites ancestrales de variation.

Comme on le voit, ces trois solutions — qui nous paraissent d'ailleurs les seules possibles dans l'hypothèse des mutations fortuites — supposent un terme commun: la sélection opérée par le lac sur les génotypes en présence. Il s'agit maintenant de voir si ce processus supposé de sélection correspond bien aux faits.

En faveur de l'hypothèse, on peut avancer plusieurs arguments: la rareté des Limnées dans les lacs dans lesquels les races IV et V n'existent pas, comme ceux de Zoug et des Quatre-Cantons, le nombre d'exemplaires à spire cassée qu'on rencontre dans les populations lacustres de Zoug (type normal), l'absence complète de l'espèce sur les rivages de Lucerne, d'Immensee, etc. Tout cela montre évidemment que les races allongées ne peuvent affronter impunément les endroits très exposés aux vagues.

Mais les arguments contraires nous semblent autrement solides et nous ont convaincu du caractère gratuit que revêtirait toute explication de l'apparition des races lacustres fondée sur l'hypothèse

de la sélection progressive. Ces arguments peuvent se ramener à trois:

1° En ce qui concerne les hypothèses (*a*) et (*b*), si les races IV et V étaient préformées dans le polymorphisme des formes de marais, ou contenues à l'état latent (de tout temps ou depuis peu) dans les populations non-lacustres, elles auraient dû s'épurer dans tous les lacs et pas seulement dans le Bodan et dans les lacs romands. Le lac de Zoug et celui des Quatre-Cantons, par exemple, exercent évidemment un effet sélectif sur les races allongées qui les habitent par place, puisque ces races ne sont représentées qu'en de rares stations et par des individus à spire souvent détériorée. Pourquoi dès lors la sélection n'a-t-elle pas joué ? et pourquoi les formes IV et V n'ont-elles pas remplacé les formes allongées ?

Mais ceci n'est que le petit côté de la question. A propos de toute théorie, on peut trouver des faits particuliers difficiles à expliquer et d'allure paradoxale. En ce qui concerne la sélection, nous prétendons faire mieux et montrer qu'elle aurait été d'une part, inutile en droit et d'autre part malaisée à réaliser en fait.

2° La sélection est inutile. Considérons à cet égard les deux races IV et V séparément. Autrement dit, demandons-nous comment la race IV a pu se dissocier par sélection de la race III, et comment la race V s'est différenciée des races III et IV.

a) Nous avons établi que la race III était commune aux lacs et aux marais. Admettons donc que ces lacs aient éliminé des populations immigrées les races I et II, pour ne retenir que la race III. Or la race III, qui dans les marais donne des phénotypes oscillant entre 1,58 et 1,72, est susceptible, dans les lacs, de produire des accommodations de 1,56-1,63 (Colombier-Witzwil), de 1 50-1,55 et même de 1,45-1,46 (Cully). Autrement dit, la race III arrive dans les lacs à simuler, par accommodations individuelles se répétant à chaque nouvelle génération, les formes *lacustris* elles-mêmes [1]. Dans ces conditions, qu'est-il besoin de l'apparition d'une race IV pour assurer l'adaptation de l'espèce aux milieux lacustres ? Ou, pour parler sans finalisme, comment les mutations de génotypes IV ont-ils pu supplanter les accommodations de génotypes III ? On sait, par exemple, que dans une population de plantes halophiles,

[1] En effet, l'indice de 1,45 atteint par la race III à Cully est identique à l'indice de contraction moyenne maximale obtenue par la race IV dans les lacs de Bienne et de Morat.

un certain nombre d'espèces ont des feuilles charnues héréditaires et que d'autres se contentent d'accommodats à feuilles charnues simulant les premières. Or, il est bien clair que les secondes ne s'en portent pas plus mal: qu'un caractère soit hérité ou qu'il s'acquière à nouveau à chaque génération, sa valeur d'adaptation est la même.

On ne voit donc nullement comment la race III a pu céder la place à la race IV dans les lacs, étant admis que la première est susceptible de donner naissance à des accommodats suffisant à l'adaptation de l'espèce. Dans l'hypothèse d'une action du milieu, au contraire, le phénomène est aisé à comprendre: les accommodats de race III constitueraient simplement le point de départ de la race IV. Il n'y aurait donc pas sélection progressive, mais évolution par filiation directe.

En outre, cette dernière hypothèse expliquerait ce qui laisse en plein mystère l'idée de sélection. Pourquoi, si la race III est susceptible de donner des accommodats de phénotype *lacustris*, ne se produit-il pas de telles formes dans les lacs de Zoug, etc. ? C'est que, dirions-nous, la possibilité même de produire des accommodats est un caractère qui s'acquiert, en fonction du temps, de l'activité de l'espèce, etc. Enfin, si la race III donne dans les marais datant de l'ancien lac de Neuchâtel des formes plus contractées que dans les marais extra-lacustres, ce pourrait être pour les mêmes raisons: par son séjour dans le lac, cette lignée aurait acquis une plasticité que ne possèdent pas les lignées ayant toujours ignoré le milieu lacustre.

b) Si nous passons au cas de la race V, l'argument devient encore plus pressant. Etant donnée la fréquence de la race IV, laquelle est représentée dans le Léman, les lacs de Bienne et de Morat et sur la rive sud du lac de Neuchâtel, alors que la race V est absente de tous ces milieux, comment cette race V a-t-elle pu supplanter la race IV sur la rive nord du lac de Neuchâtel ? Tel est le problème. Rappelons d'emblée que cette victoire de la race V n'est même pas complète, sur la rive en question, puisque la race IV et la race III s'y rencontrent abondamment. Rappellons, en outre, que les phénotypes de race V oscillent entre 1,30 et 1,36, alors que les phénotypes de race IV varient de 1,37 à 1,47-8 environ.

Comparons, à cet égard, une population de race V, comme celles des rives de Monruz-Hauterive (voir chiffre II dans le tableau de la page 344) à une population de race IV, comme celle de Crans

(Léman). Les moyennes sont de 1,35-6 et de 1,37; différence = 0,01. Les extrêmes inférieurs sont de 1,18 (Hauterive) et 1,27 (Léman). Le 1/10 seulement des exemplaires de cette population de race V sont donc en-dessous des limites de variation de la population de race IV.

Cela posé, admettra-t-on que ces différences minimes soient suffisantes pour expliquer la victoire de la race V sur la race IV sur la rive nord du lac de Neuchâtel ? Il nous paraît, au contraire, évident que la race IV, qui arrive ainsi à produire des accommodations identiques (sauf 1/10) à celles de la race V, ne saurait présenter vis-à-vis de cette dernière aucune infériorité sérieuse. La sélection, quand elle n'est pas affaire de vie ou de mort, n'a rien de vraiment fatal: une race qui habite des stations aussi exposées que celle de Crans (près Nyon) pourrait assurément survivre sur les rives neuchâteloises. On s'est beaucoup moqué du cou de la girafe, dont chaque centimètre d'allongement était censé assurer le triomphe de l'animal dans la lutte pour la vie. Qu'on ne ressuscite pas les plus mauvais aspects de l'adaptationnisme lamarckien ou darwinien pour expliquer la victoire d'une mutation sur une autre: ce n'est pas un degré de contraction de plus qui permettra à une Limnée présentant déjà la forme *lacustris*, de mieux résister aux vagues !

Si le triomphe de la race IV sur la race III est plein de mystère, dans l'hypothèse de la sélection, celui de la race V sur la race IV est donc vraiment incompréhensible. La race IV a suffi à la conquête entière du Léman: on ne voit pas pourquoi la race V a pu la dominer sur les rives neuchâteloises. Dans l'hypothèse de l'action du milieu, au contraire, la race V n'aurait pas éliminé la race IV, mais serait née d'elle, ce qui est tout autre chose. Et comme cette naissance se serait effectuée précisément aux endroits les plus exposés (et non pas n'importe où comme le voudrait la doctrine de la mutation fortuite avec sélection après coup), les petites différences que nous venons d'indiquer prouveraient simplement l'existence de différences dans le milieu lui-même.

3° La sélection des génotypes en milieu lacustre ne nous paraît pas seulement inutile en droit, comme nous venons de le montrer: elle eût été en fait bien difficile à réaliser. On comprend bien, en effet, comment des génotypes arrivent à se dissocier par sélection lorsque l'espèce se répand soit dans les diverses îles d'un archipel, soit dans les diverses vallées d'une chaîne de montagne. Les barrières

naturelles assurent alors une épuration graduelle aux populations. Qu'en est-il de nos Limnées lacustres ?

a) Les races allongées, qui sont censées disparaître des lacs, n'en disparaissent nullement : elles se localisent simplement dans la faune sublittorale. L'existence de notre variété *Bollingeri*, qui semble répandue un peu partout entre 10 et 30 m., sur les rives du Léman, du lac de Neuchâtel et de celui de Bienne, est ainsi un obstacle à toute sélection absolue. Quelle barrière naturelle sépare, en effet, les stations de 3-10 m. de fond de celles de 10-30 m. ? En fait, on trouve, comme l'a établi FAVRE pour le Léman et comme nous l'avons constaté à Bevaix, tous les intermédiaires entre les types *lacustris* et *Bollingeri*. Il est vrai que la courbe de fréquence de 600 individus échoués sur les grèves de Bevaix accuse deux sommets nets. Mais cette courbe traduit simplement l'état de chose actuel, lequel est caractérisé par la présence de deux races possédant chacune ses réflexes et ses habitudes motrices, l'une tendant ainsi à chercher un milieu caillouteux et battu par les vagues, l'autre un milieu immobile et dénué de rochers. Or, le problème est de savoir comment a pu s'opérer cette dissociation, étant donné que les formes allongées ont évidemment habité d'abord le littoral, aussi bien que la zone sublittorale, comme en témoignent les stations de Zoug-Oberwil, etc. ou les stations néolithiques de la Tène-Préfargier.

b) En ce qui concerne les races III-V, leur sélection absolue est irréalisable. Considérons, en effet, la rive nord du lac de Neuchâtel. La race III existe selon toute vraisemblance dans les stations suivantes : entre Yverdon et Concise (1,54-1,70), entre St-Aubin et Vaumarcus (1,49-1,55), à Bevaix (1,66), à Cortaillod (1,54), à Colombier (1,50-1,56), à Auvernier (1,59), au Port de la Maladière à Neuchâtel (1,58), au Port d'Hauterive (1,55), de Rouges-Terres (1,59) et à St-Blaise (1,54). Entre ces stations, dont les plus éloignées sont distantes de 3-4 kilomètres au maximum (Vaumarcus-Concise : et encore les étangs du cordon littoral de la Raisse actuellement desséchés ont-ils dû être récemment habités par cette race), on trouve les formes de race IV et surtout de race V, mais toujours plus ou moins mélangées avec quelques individus ne pouvant appartenir qu'à la même race III. Celle-ci a donc vraisemblablement occupé presque tout le littoral, pour se confiner ensuite peu à peu dans les baies tranquilles (le Port de la Maladière est une ancienne anse, etc.) et dans les marais pouvant lui servir d'asile définitif. Par

exemple, l'ancien port de Neuchâtel, qui formait un petit golfe assez encaissé, a été habité jusqu'en 1880 par des formes à 1,60-1,65 (collection COULON, au Musée de Neuchâtel). Depuis sa réfection, il ne contient plus que des formes à 1,39. Ces dernières sont évidemment des hybrides de race V et de race III, le port étant plus petit qu'auparavant, plus voisin des quais et plus exposé, par conséquent, à l'immigration de la race V. On voit, dans un tel cas, le recul progressif de la race III.

Dans ces conditions, comment une sélection a-t-elle été possible ? Comment les premiers mutants des races IV-V ont-ils pu l'emporter sur la race III qui occupait les lieux ? Les races IV-V ont été évidemment constamment en contact avec la race III. Si les premières l'ont emporté sur la dernière, ce n'est donc pas parce que le milieu, en tant qu'agent de sélection, les a séparées: c'est parce que le milieu, en tant qu'agent d'évolution a fait sortir les races IV-V de la race III, ce qui permit ensuite aux individus IV-V de dominer par leur nombre les individus III. Le raisonnement serait le même en ce qui concerne les rapports de la race V avec la race IV.

c) Enfin, sur certaines côtes du Léman dépourvues de tout marais littoral pouvant servir d'asile aux formes pures de race III, comme la côte allant d'Ouchy à Vevey (15 km. au moins sans mares ni marais littoraux), on trouve néanmoins des stations entières de cette race (comme à Cully) mélangées plus ou moins à des stations de race IV. Là où les conditions étaient optimum pour la sélection, elle ne s'est donc pas produite.

La conclusion de cette longue discussion nous paraît donc devoir être la suivante: l'hypothèse de mutations fortuites sélectionnées après coup par le milieu, séduisante au premier abord, est en réalité impropre à expliquer l'évolution de nos Limnées lacustres. En effet, si les formes contractées étaient apparues sans relation avec le milieu, on devrait en trouver partout, ou, au moins, dans tous les lacs. Or, ce n'est pas le cas. D'autre part, la sélection des génotypes contractés en milieu lacustre était inutile, en droit, et eût été, en fait, bien difficile à réaliser.

§ 30. — III. LA PRÉFORMATION DES GÈNES.

A l'opposé des mutations fortuites, on peut concevoir un système de mutations préformées, restant latentes dans les milieux impropres

à leur développement et surgissant à l'occasion des milieux qui leur conviennent. C'est ainsi que raisonnent aujourd'hui beaucoup de biologistes, qu'ils se donnent ou non l'étiquette de vitalistes: la vie, pour eux, a résolu d'avance tous les problèmes et ces solutions virtuelles s'actualisent au bon moment. Il faut avouer, au reste, qu'une telle manière de voir est logiquement irréfutable: lorsqu'un caractère nouveau apparaît en fonction d'un certain milieu, il est impossible de démontrer qu'il n'existait pas virtuellement avant de se manifester. Mais on accordera également qu'un tel emploi de la notion du virtuel ne va pas sans quelque difficulté. Cette notion est d'un emploi fort légitime lorsque l'élément appelé virtuel a déjà été réel: ainsi, l'on peut dire qu'une larve d'oursin mutilée contient virtuellement une nouvelle forme d'ensemble, parce que, en se régénérant, elle reproduira une forme qui a déjà été réelle. Mais de considérer une réalité apparaissant pour la première fois, et par conséquent entièrement imprévisible, comme étant l'actualisation d'une virtualité antérieure, c'est ne plus dire grand'chose. Il faut cependant reconnaître à une telle doctrine le mérite de souligner ce fait que l'organisme ne subit pas passivement le milieu mais n'assimile les influences ambiantes qu'en réagissant sur elles avec une activité propre.

Cela dit, examinons les arguments « pour » et « contre ». Les arguments favorables à la thèse seront évidemment identiques à ceux dont nous nous sommes servis pour appuyer l'idée d'hérédité de l'acquis. Du moment, en effet, que les variations préformées se manifestent uniquement en fonction des milieux qui leur conviennent, toutes les raisons tendant à montrer la dépendance de la contraction par rapport au milieu lacustre pourront être invoquées en faveur d'un préformisme vitaliste.

Nous ne saurions cependant nous rallier à une telle interprétation et cela pour les raisons suivantes, tirées de l'examen de la répartition des Limnées lacustres. Pourquoi, si l'espèce possède d'avance une gamme de variations pouvant lui servir à s'adapter à un certain nombre de milieux donnés, l'espèce s'est-elle adaptée au milieu lacustre dans les lacs romands et dans le Bodan, sans y réussir dans les lacs de Zoug et des Quatre-Cantons ? Pourquoi, d'autre part, a-t-elle mis tant de temps à découvrir les solutions *lacustris* et *bodamica* dans les lacs romands eux-mêmes ? Pourquoi enfin, à défaut de races nouvelles, l'espèce ne produit-elle pas d'emblée

des accommodats contractés à Zoug, en agitateur, et partout où cela serait utile ? C'est évidemment parce que l'actualisation des variations préformées est minutieusement réglée par les conditions extérieures du milieu ou par des seuils internes.

Nous craignons donc que, le jour où ces conditions seront connues et mesurables, on ne remplace simplement l'idée d'une actualisation à l'occasion du milieu par l'idée d'une mutuelle dépendance entre les énergies du milieu et l'activité de l'organisme.

§ 31. — IV. Interaction entre le milieu et l'organisation héréditaire.

Le résultat des discussions précédentes est donc que l'on rencontre d'invincibles difficultés à vouloir expliquer la contraction raciale des Limnées lacustres, soit par une action simple du soma sur le germen (hérédité de l'acquis au sens strict), soit par une sélection après coup de mutations fortuites. Si l'on se refuse à invoquer une préformation vitaliste, il ne reste donc que l'hypothèse d'une interaction entre le milieu et les facteurs d'organisation eux-mêmes[1].

Que signifierait cette solution ? Que l'organisme n'est ni une somme d'empreintes déposées par le milieu, ni une mosaïque de caractères apparus au hasard et s'accommodant après coup aux conditions extérieures, mais un système s'organisant en fonction du milieu: les actions ambiantes et les réactions organisatrices constitueraient ainsi un tout réel, sans qu'aucun des deux termes ne puisse se manifester indépendamment de l'autre.

Partons de ce fait que toute variation morphologique, telle que les variations de contraction de nos Limnées, va de pair avec une variation psychomotrice. En ce qui concerne les accommodats, cela va de soi, puisque la contraction par accommodation résulte des mouvements de l'animal. En ce qui concerne la contraction raciale, la chose se présente comme suit. Dans l'hypothèse d'une action du milieu, la forme héréditaire résulterait aussi de l'activité motrice. Dans l'hypothèse d'une mutation fortuite ou préformée, l'ensemble des tropismes ou réflexes nouveaux résulterait au contraire sans plus de la forme nouvelle elle-même. Dans les deux

[1] Voir, sur l'interaction de l'organisme et du milieu, le beau livre de Rabaud, *Recherches sur l'hérédité et la variation*, Paris, 1919.

cas, il reste clair que les races contractées ne vivent pas n'importe où, mais dans certaines conditions seulement, et sont ainsi caractérisées par certaines dispositions héréditaires nouvelles — que ces tropismes ou réflexes soient le produit ou la cause de leur forme, peu importe.

Cela dit, le problème des relations entre l'accommodation somatique et l'adaptation héréditaire se ramène au grand problème des relations entre l'habitude et le réflexe. Pour les lamarckiens purs, le réflexe est une habitude héréditaire; pour les mutationnistes, il n'y a pas de rapport entre ces deux types de comportements. Pour les vitalistes, l'habitude comme le réflexe dérivent d'un principe qui leur est supérieur et a tout prévu intelligemment. Pour nous, il y aura interaction entre ces deux termes, mais sans que l'un dérive sans plus de l'autre.

Les réflexes de tout animal ne font qu'un avec son organisation morphologique générale, personne ne le conteste. Or, si nos connaissances actuelles sur l'adaptation se réduisent à presque rien, nous commençons à lever le voile en ce qui concerne les mécanismes de la morphogénèse. Les admirables travaux de l'embryologie causale, ainsi que les récentes expériences relatives à la régénération, nous conduisent ou nous ramènent à la notion de « formes » stables et même de grands plans d'organisation situés à une échelle distincte de celle des mutations. C'est ainsi qu'un mutationniste éminent, qui est en même temps l'auteur de beaux travaux sur la régénération, M. Guyénot, admet l'existence d'une hérédité générale des types d'organisation, types que les mutations se bornent à diversifier indéfiniment sans les avoir créés [1]. A cet égard, on pourrait concevoir les réflexes principaux des Gastropodes pulmonés comme étant liés à une organisation distincte de l'hérédité spéciale et les tropismes particuliers aux espèces et aux races comme résultant d'altérations fortuites dues aux mutations.

Seulement, puisque nous avons été conduits à rejeter l'explication mutationniste de l'apparition de nos races IV et V, une autre hypothèse devient vraisemblable: c'est que le fonctionnement de l'animal en relation avec le milieu aurait agi non sur le soma et, de là, sur le germen (hérédité de l'acquis, supposant que l'habitude puisse devenir réflexe), mais sur le mécanisme héréditaire de l'organisation réflexe (psycho-morphologique) elle-même.

[1] Communication verbale.

Nous ne savons, il est vrai, absolument rien des rapports entre l'hérédité générale et l'hérédité spéciale, ni même des rapports entre la morphogénèse et le mécanisme de l'hérédité. Nous croyons savoir que l'hérédité spéciale (mutations) est essentiellement nucléaire. Il apparaît, d'autre part, que la morphogénèse tient à des facteurs cytoplasmiques. L'hérédité générale est-elle cytoplasmique, nucléaire ou globale ? Aucune expérimentation n'a pu, jusqu'aujourd'hui, aborder la question.

Mais, à cause de notre ignorance même, il faut réserver l'hypothèse d'une interaction possible entre l'hérédité spéciale et la transmission héréditaire des formes d'organisation et des réflexes. Il semble certain, en effet: 1° que les mutations ressortissant uniquement à l'hérédité spéciale, n'ont aucune valeur d'adaptation et se produisent fortuitement par rapport aux conditions du milieu; 2° que les grands types d'organisation sont au contraire adaptés, et situés par conséquent à une autre échelle que les premiers phénomènes. Dans la mesure où l'on admet l'existence de variations spéciales également adaptées, il faut donc supposer l'existence d'une relation possible entre les phénomènes caractéristiques des deux échelles précédentes. Toute la question est de savoir s'il y a adaptation possible (et non accommodation après coup) dans l'ordre racial et spécifique: si oui (et c'est là notre interprétation), il faut concevoir une interaction entre les diverses échelles d'hérédité.

En bref, l'hypothèse revient à ceci: les réflexes d'un animal supposant un plan d'organisation héréditaire supérieur à l'hérédité spéciale (hérédité de mutations fortuites), certaines altérations dans le fonctionnement de ces réflexes pourraient se fixer héréditairement et rejaillir sur l'hérédité spéciale en créant des races ou des espèces nouvelles. En effet, dans la mesure où l'on admet que des mutations peuvent greffer héréditairement leurs variations fortuites sur le thème des organisations d'échelle supérieure, on peut concevoir aussi que ces organisations subissent des variations de par leur fonctionnement et réagissent en créant de nouvelles mutations.

Il y aurait, dans cette supposition, soit fixation des accommodations par l'organisation réflexe héréditaire, soit même anticipation sur l'accommodation par contact direct entre l'organisation réflexe et certaines conditions ambiantes. L'accommodation individuelle (= l'habitude) et l'adaptation héréditaire (= le réflexe) différeraient ainsi par leurs échelles respectives, sans être radicalement hétéro-

gènes, comme le veut la doctrine des mutations fortuites. Mais cette question d'échelle reste essentielle et la fixation des accommodats dus à la cinétogénèse ne nous ramènerait pas à une simple hérédité de l'acquis. L'hypothèse néo-lamarckienne, suivant laquelle toute modification somatique retentit sur le germe, fait de l'organisme une cire molle subissant toutes les empreintes du milieu. C'est ce que nous n'avons pu admettre en reconnaissant l'existence de seuils, donc de séparations dues à des différences d'échelles.

La différence des échelles de l'accommodat somatique et de l'adaptation héréditaire correspond d'ailleurs à des oppositions que l'on retrouve dans toutes les sciences biologiques. En psychologie, par exemple, on a également essayé d'expliquer tous les phénomènes par la pression simple du milieu ambiant: l'habitude, les associations mécaniquement acquises ont paru fournir la clef de toute l'intelligence. On s'accorde aujourd'hui à voir une différence de nature entre la « compréhension » et l'« association »: l'association résulte sans plus des influences mécaniques du milieu, tandis que la compréhension suppose l'activité de l'intelligence entière, c'est-à-dire, en particulier, la mise en œuvre des grandes fonctions de causalité, de relation logique, etc., qui font partie de l'hérédité de l'homme et sans doute même de l'hérédité générale de tout être conscient. On peut dire, en biologie, que la création d'une nouvelle forme héréditaire est à la variation simplement somatique ce que la compréhension est à l'association: la compréhension est, en effet, soit une fixation de l'association habituelle, soit une anticipation sur elle.

Tout cela n'est que pure supposition. Mais il faut noter que dans le domaine de l'hérédité des Limnaeidées, certains faits rendent l'hypothèse au moins vraisemblable. Nous connaissons, en effet, une variation héréditaire qui trouve sa cause dans la morphogénèse embryonnaire elle-même: c'est la sinistrorsité, laquelle, comme l'a montré CONKLIN, s'explique par la disposition des quartettes lors des premiers stades de la segmentation de l'œuf. Or, la sinistrorsité est héréditaire. Non seulement COLBEAU a trouvé un grand nombre d'individus de *Limnaea stagnalis* sénestres dans un étang de Belgique, mais DIVER, BOYCOTT et GARSTANG ont étudié, par voie d'élevage, l'hérédité d'une *L. peregra* sénestre [1]. Cette hérédité semble devoir être, il est vrai, exclusivement maternelle et cytoplas-

[1] Journ. of Genetics, vol. XV, 1925, p. 113.

mique (les résultats de ces auteurs ne s'expliquent que difficilement par l'hérédité mendélienne[1]), puisqu'il s'agit d'une question de morphogénèse. Mais l'existence du genre *Physa*, qui est sénestre, montre qu'un tel caractère peut en venir à constituer un genre tout entier.

Dans le cas de nos cinq races, la plus allongée (race I) a présenté quatre cas sur 418 exemplaires, soit près de 1 sur 100, de malformations subscalaires et même entièrement scalaires (dans les 3me, 4me et 8me générations). Cette monstruosité[2] est sans doute due à des causes analogues à celles de la sinistrorsité, c'est-à-dire à des causes de l'ordre de la mécanique embryonnaire. De plus, elle est héréditaire, comme le montre la convergence de quatre cas dans la même lignée (aucun cas sur plus de 3000 exemplaires des autres lignées)[3]. Or, ce n'est pas un hasard si elle apparaît chez les individus de la race la plus allongée, comme si la scalarité constituait le dernier terme de l'allongement de la spire. Dans la nature, nous n'avons trouvé qu'un individu scalaire (sur 66.000 exemplaires de marais) et il est de Cornaux, c'est-à-dire aussi de race I ou de race intermédiaire entre I et II. Il pourrait donc y avoir dans de tels cas une relation entre l'échelle de l'hérédité mendélienne (la race I se ségrège en F_2) et l'échelle de la morphogénèse.

En peut-on dire autant de la contraction elle-même, qui constitue la réciproque de l'allongement ? Si vraiment la contraction de nos Limnées est en relation avec les phénomènes de « patellisation » (dont les termes, extrêmes chez les Limnaeidées ne seraient autre que les *Ancylus* et les *Velletia*), il est très vraisemblable que les facteurs morphogénétiques soient intéressés à ce processus. La forme patellaire de l'*Ancylus* est préparée, en effet, dans l'œuf lui-même Au reste, on voit mal comment les phénomènes intéressant la torsion de la columelle, la plus ou moins grande contraction de la coquille, etc., puissent être indépendants de la mécanique embryonnaire et ainsi de la morphogénèse héréditaire. On conçoit donc une relation possible, dans de tels cas, entre l'hérédité mendélienne et l'hérédité de l'organisation même.

Il est vrai que deux problèmes formidables sont en cause ici. En premier lieu, de ce que la mutation agit sur la morphogénèse

[1] Cela peut être dû à l'autofécondation ?
[2] Voir planche 5 fig. 11-12.
[3] Ces individus ont malheureusement crevé avant de pondre.

embryonnaire, peut-on conclure à la relation inverse ? Rien ne permet de l'affirmer, mais rien non plus n'autorise à le nier. En second lieu, de ce que l'organisation héréditaire semble plus accessible aux influences du milieu que les facteurs vraisemblablement nucléaires de l'hérédité mendélienne, peut-on conclure qu'elle l'est en fait ? Nous répondons simplement sur ce point, que, si l'organisation à la fois morphologique et motrice, qui est à la base de l'activité psychique de l'animal, est radicalement indépendante du milieu, la psychologie devient impossible: pour expliquer les réactions intellectuelles héréditaires, sur lesquelles repose en dernière analyse la science elle-même (le cerveau des savants...), il faudra, dès lors, faire appel à quelque force innée, à la fois vitale et spirituelle !

Mais comment concevoir les relations de l'accommodation somatique avec l'activité germinale (activité ressortissant soit à l'hérédité spéciale et nucléaire soit à l'hérédité des formes d'organisation), et comment concevoir les relations de ces deux derniers types d'hérédité entre elles ? Nous n'en savons absolument rien. Une remarque est cependant nécessaire. De ce que l'expérience a toujours infirmé l'hypothèse de l'hérédité de l'acquis, on ne saurait conclure à l'indépendance des mécanismes héréditaires par rapport au milieu ni les uns par rapport aux autres. Il y a là deux questions entièrement distinctes. Tout ce que prouve la non-hérédité de l'acquis, c'est que les mécanismes de la transmission héréditaire ne se laissent pas altérer sous l'influence des actions que nous imaginons à cet effet: dans le cas de la cinétogénèse, par exemple, on ne crée pas des réflexes héréditaires en faisant acquérir des habitudes nouvelles à un animal. Mais la différence du « soma » et du « germen » peut être une différence d'échelles aussi bien que de localisation spatiale et anatomique. Les mécanismes nucléaires ou cytoplasmiques qui tombent sous nos sens peuvent constituer l'essentiel de l'activité germinale, mais ils peuvent aussi ne représenter que la manifestation visible d'actions non localisables. L'histoire des théories des localisations cérébrales est là pour nous mettre en garde contre tout anthropomorphisme optique et spatial. Il peut y avoir une différence entre l'accommodation somatique et l'adaptation héréditaire, sans que le « soma » et le « germen » (germen cytoplasmique et nucléaire à la fois) aient entre eux de frontière assignable. De ce que les ondulations lumineuses ne sont pas de même nature que les vibrations

acoustiques, les physiciens n'éprouvent pas le besoin de localiser l'éclair et le tonnerre en deux points différents de l'espace,tandis que le vulgaire situe l'éclair dans la traînée lumineuse et le tonnerre quelque part dans les nuages. Dans l'état actuel des connaissances, on est déjà obligé de distinguer une hérédité générale, une hérédité nucléaire et une hérédité cytoplasmique: qu'on se garde donc de considérer comme nécessairement anatomiques des distinctions qui peuvent être affaire d'échelles, deux activités pouvant avoir la même localisation, sans pour autant se confondre, lorsqu'elles sont à des échelles aussi distinctes que celles des radiations lumineuses ou des radiations sonores par exemple.

Dans l'état actuel de la biologie, il n'est plus permis de croire que le milieu façonne à sa guise la morphologie héréditaire de l'animal. Mais rien ne nous contraint à renoncer à cette idée que les formes corrélatives des réflexes adaptés ont pu se constituer indépendamment du milieu. Si le milieu ne suffit pas à expliquer la contraction héréditaire de nos Limnées, cette contraction ne saurait s'expliquer sans le milieu. Entre l'hérédité de l'acquis et le mutationnisme simple, il doit y avoir un tertium. Ce n'est certes pas une solution, mais c'est une limitation du problème.

En conclusion, une structure liée à un comportement moteur, telle que la contraction des Limnées lacustres, liée aux mouvements de l'animal, semble issue de la fixation par l'activité psycho-morphologique héréditaire des accommodations dues à la cinéto-génèse. A cet égard, les races IV et V apparaissent comme des adaptations successives constituées à l'occasion des milieux lacustres exposés aux vagues. Quant à la race III, on ne saurait préciser son origine, puisqu'elle est commune aux lacs et aux marais. Mais, si elle produit dans les stations ayant été en communication avec les lacs (en Suisse, en Finlande ou en Suède) des formes plus contractées qu'ailleurs, ce peut être à cause d'une plasticité plus grande acquise en milieux lacustres.

APPENDICE

—

A la suite de circonstances étrangères au travail scientifique, nous avons dû interrompre nos recherches un peu plus tôt que nous n'aurions voulu: quittant Neuchâtel pour Genève, nous n'avons pu, en effet, transporter nos élevages ni trouver le temps nécessaire pour les compléter.

Nous n'avons conservé que les trois lignées les plus importantes, dont les générations suivantes ont crû pendant la rédaction et l'impression de ce travail et dont il convient maintenant de dire quelques mots. Nous ajouterons à cela quelques renseignements obtenus également trop tard pour pouvoir en tenir compte dans le texte de cette étude.

I. La lignée d'Hauterive (race V). — Une septième génération est en train de se développer dans nos bocaux: elle est entièrement semblable aux précédentes. De même, nous avons conservé une ponte de la lignée de race V ségrégée au cours de notre expérience d'hybridation. Il s'agit donc des descendants immédiats des individus 43-45 de la pl. 5. Cette quatrième génération est entièrement semblable à la troisième.

II. La lignée de Crans. — La lignée de Crans nous a par contre réservé une agréable surprise. Les individus 47 et 48 de la pl. 3 (les plus contractés de la première génération) ont, en effet, donné naissance à une seconde génération plus contractée que la précédente. Les trois individus de cette seconde génération qui ont survécu au déménagement de nos bocaux présentent des indices de 1,36 (!), 1,42 et 1,49. Il se peut donc que cette lignée de Crans soit impure et contienne des gènes de race V. Sinon, elle constitue un génotype légèrement plus contracté que les génotypes habituels de race IV et intermédiaire entre les races IV et V. En effet, nous n'avons encore trouvé dans nos élevages aucun exemplaire de race IV inférieur à 1,40: l'individu à 1,36 fournit donc la preuve que la

lignée de Crans contient quelque chose en plus des gènes habituels de race IV.

A la suite d'une absence prolongée de notre part, deux de ces trois individus sont malheureusement morts. Mais nous chercherons à reprendre cet élevage et en publierons, s'il y a lieu, les résultats. Insistons dès maintenant sur l'intérêt que présente cette seconde génération de Crans. Qu'il s'agisse de formes de race V ou de formes intermédiaires entre nos races IV et V, on peut, en effet, conclure deux choses de leur existence:

1° Le cas du Léman ne diffère pas qualitativement de celui du lac de Neuchâtel et du Bodan, mais seulement quantitativement: à supposer que la race la plus contractée habitant le Léman ne soit pas la race V, comme dans ces deux autres lacs, c'est du moins une race fort voisine et comblant l'intervalle qui séparait jusqu'ici les génotypes IV et V. Le Léman est donc simplement en retard par rapport aux deux autres grands lacs de Suisse. En retard, tout d'abord parce que la moyenne des populations est moins contractée. En retard, ensuite, parce que la contraction maximale obtenue par la race de Crans n'est pas encore égale à la contraction des races V neuchâteloises. Mais puisque la différence est minime, il est permis d'admettre que le phénomène atteindra tôt ou tard, sur les rives les plus exposées du Léman, les proportions qu'il atteint au Bodan et à Neuchâtel. Dores et déjà, il dépasse la contraction atteinte par les populations les plus contractées des lacs de Bienne et de Morat.

2° Que les formes contractées de Crans appartiennent à la race V ou à un génotype voisin, il est tout à fait impressionnant de constater que cette mutation s'est produite à Crans, c'est-à-dire sur les grèves les plus exposées du Léman, et non pas à Villeneuve, à Cully ou sur n'importe quel point où elle aurait tout aussi bien pu se développer. Ce fait vient donc s'ajouter, de tout son poids, à ce que nous avons dit de l'apparition, toujours si localisée, des mutations contractées.

III. Nouvelles stations du Léman. — Nous avons trouvé entre Nyon et Crans, à Colovray, une population à 1,39 de moyenne, faisant ainsi le pont entre les formes à 1,37 de Crans et celles à 1,41-1,42 de Coppet et de Nyon. Or, cette nouvelle station, qui héberge comme celle de Crans, des individus à 1,30-1,34, est également située sur le littoral le plus exposé du Léman, entre Nyon et Coppet.

A la pointe de Messery, près Tougues, nous avons par contre retrouvé les formes à 1,50-1,52, si caractéristiques de la moyenne des populations du Léman et appartenant sans doute à la race III.

IV. Nouvelles stations du lac de Neuchatel. — Près de la Pointe du Bied (entre le port de Colombier et la Pointe) nous avons retrouvé quelques v. *Bollingeri* à 1,75 de moyenne, analogues à celles de la Pointe du Grain. Le littoral, en cet endroit, est habité par une forme *lacustris-bodamica* à 1,37. Parmi ces *Bollingeri* se trouvait un individu encore épidermé.

Explication de la Planche 3

Toutes les figures sont de grandeur naturelle.

Fig. 1- 2. Lignée du Loclat (race I), 1re génération.
Fig. 3- 4. Id. 2me génération.
Fig. 5- 6. Id. 3me génération. L'exemplaire 6 a servi de parent à la lignée d'hybrides (race I × race V) figurée planche 5, fig. 30-48.
Fig. 7- 8. Id. 4me génération.
Fig. 9-10. Id. 5me génération.
Fig. 11-14. Lignée de Thielle (race II A), 1re génération.
Fig. 15-17. Id. 2me génération.
Fig. 18-20. Id. 3me génération.
Fig. 21-22. Id. 4me génération.
Fig. 23-24. Id. 5me génération.
Fig. 25-27. Lignée de Colombier (race III), 1re génération.
Fig. 28-29. Id. 2me génération.
Fig. 30-31. Id. 3me génération.
Fig. 32-33. Id. 4me génération.
Fig. 34-35. Id. 5me génération
Fig. 36-37. Lignée de Nidau (race IV), 1re génération.
Fig. 38-39. Id. 2me génération.
Fig. 40-41. Id. 3me génération.
Fig. 42-43. Id. 4me génération.
Fig. 44. Id. 5me génération.
Fig. 45-46. Id. 6me génération.
Fig. 47-48. Lignée de Crans (race IV), 1re génération.
Fig. 49-51. Lignée de l'Ile de St-Pierre (race IV), 1re génération.
Fig. 52-53. Lignée de Morat (race IV), 1re génération.
Fig. 54-55. Lignée de Thielle (v. *Rhodani* dans la Thielle: race IV), 1re génération.
Fig. 56-57. Lignée de la baie de St-Blaise (race IV), 1re génération.
Fig. 58-59. Lignée du port d'Hauterive (race V), 1re génération.
Fig. 60-62. Id. 2me génération.
Fig. 63-65. Id. 3me génération. L'exemplaire 63 a servi de parent, accouplé à l'exemplaire de la fig. 6, à la lignée d'hybrides (race I × race V) figurée pl. 5, fig. 30-48.
Fig. 66-68. Id. 4me génération.
Fig. 69-73. Id. 5me génération.
Fig. 74-75. Id. 6me génération.
Fig. 76-77. Lignée de la Raisse (race V), 2me génération.

Explication de la Planche 4

Toutes les figures sont de grandeur naturelle.

Fig. 1- 4. Lignée impure de Marin (races III et IV). Exemplaires nés dans une flaque sur la grève (issus eux-mêmes des individus 23 et 24 de la pl. 6) et ayant crû, la seconde moitié de leur existence,

en aquarium, où ils ont donné naissance aux individus 5-8. Ces exemplaires ont subi en aquarium une déformation analogue à celle de l'individu 29 de la pl. 6, mais moins accentuée.

FIG. 5- 9. Même lignée. 1re génération née en aquarium (impure).
FIG. 10-12. Id. 2me génération (impure).
FIG. 13-14. Id. 3me génération (lignée de race IV).
FIG. 15-16. Id. 4me génération (lignée de race IV).
FIG. 17-18. Id. 5me génération (lignée de race IV).
FIG. 19-20. Id. 3me génération (lignée de race III).
FIG. 21-22. Id. 4me génération (lignée de race III).
FIG. 23-24. Id. 5me génération (lignée de race III).
FIG. 25-26. Lignée de Champion (race III), 1re génération: individus les plus contractés.
FIG. 27-28. Id. 2me génération. (L'individu 27 est le plus contracté de la génération.)
FIG. 29-30. Id. 3me génération.
FIG. 31-32. Id. 4me génération.
FIG. 33-34. Id. 5me génération.
FIG. 35-36. Lignée de Champion de race II (II B), 1re génération (avec encore influence probable de la race III).
FIG. 37-38. Id. 2me génération.
FIG. 39-40. Id. 3me génération.
FIG. 41. Id. 4me génération.
FIG. 42. Id. 5me génération.
FIG. 43-44. Lignée de Witzwil (lac) de race III, 1re génération.
FIG. 45-46. Id. 2me génération.
FIG. 47-48. Id. 3me génération.
FIG. 49-50. Id. 4me génération.
FIG. 51-52. Id. 5me génération.
FIG. 53-54. Lignée de Rouges-Terres (race III), 1re génération.
FIG. 55-56. Id. 2me génération.
FIG. 57-58. Id. 3me génération.
FIG. 59. Id. 4me génération.
FIG. 60-61. Id. 5me génération.
FIG. 62-63. Lignée de l'étang de la Directe (ancien lac de Neuchâtel): race III, 1re génération.
FIG. 64-67. Id. 2me génération. L'exemplaire 64 est le plus contracté de la lignée, mais sa descendance, élevée à part, ne diffère pas de celle des autres individus.
FIG. 68-69. Id. 3me génération.
FIG. 70-71. Id. 4me génération.
FIG. 72-73. Id. 5me génération.
FIG. 74-75. Lignée de la Maison-Rouge (race III), 1re génération.
FIG. 76-77. Id. 2me génération.
FIG. 78-79. Individus de morphose, aff. *Rhodani* récoltés dans un canal à Roche (station à 1,66 de moyenne) et ayant servi de parents à la lignée de Roche.
FIG. 80-81. Lignée de Roche (race I), 1re génération issue des individus 78 et 79.
FIG. 82-83. Lignée de Noville (race I), 1re génération.

Explication de la Planche 5

Toutes les figures sont de grandeur naturelle.

Fig. 1- 2. Lignée de la Tène (race I), 1[re] génération.
Fig. 3- 4. Lignée de Cerlier (race I), 1[re] génération.
Fig. 5- 7. Lignée de Cully (race III), 1[re] génération.
Fig. 8-10. Lignée de Payerne (race III), 3[me] génération.
Fig. 11-12. Individus subscalaire et scalaire de la lignée du Loclat (race I).
Fig. 13-22. Individus de la lignée de Monsmier, soumis à l'expérience de contraction artificielle en agitateur (1[re] génération, élevée en eau agitée).
Fig. 23-25. Id. Témoins (1[re] génération, élevée en eau immobile).
Fig. 26-29. Id. 2[me] génération: individus descendant des individus 13-22, mais élevés en eau immobile.
Fig. 30-33. Hybrides de race I $\times$ race V résultant du croisement des individus 6 et 63 de la pl. 3. 1[re] génération issue de ce croisement.
Fig. 34-38. Id. 2[me] génération. Individus divers probablement tous impurs.
Fig. 39-40. 2[me] génération. Extrêmes de race V (purs) ayant donné naissance aux individus 43-45.
Fig. 41-42. Id. 2[me] génération. Extrêmes de race I (purs) ayant donné naissance aux individus 46-48.
Fig. 43-45. Id. 3[me] génération. Lignée ségrégée de race V.
Fig. 46-48. Id. 3[me] génération. Lignée ségrégée de race I.
Fig. 49-50. Var. *Bollingeri* Piag. Individus échoués sur les grèves de l'Ile de S[t]-Pierre (1,85 de moyenne).
Fig. 51-52. Id. Echoués à la Pointe du Grain (1,73 de moyenne).
Fig. 53-54. Var. *Bodamica* Cless. Exemplaires de la Raisse (stations à 1,31-1,32): population mère des individus 76 et 77 de la pl. 3.
Fig. 55-57. Var. *Bodamica* Cless. Exemplaires du Port d'Hauterive (stations à 1,34-1,36): population mère (à 1,35) de la lignée d'Hauterive (fig. 58-75 de la pl. 3).
Fig. 58-60. Var. *lacustris* Stud. Exemplaires de Marin (stations à 1,42): population mère de la lignée impure de Marin (pl. 4, fig. 1-24).
Fig. 61-62. Var. *lacustris* Stud. Exemplaires de la Tène (stations à 1,47-1,49).
Fig. 63-64. Var. *intermedia* God. Exemplaires de Marin (stations à 1,53).
Fig. 65-66. Var. *intermedia* God. Exemplaires du Grand-Marais (lac de Neuchâtel, près Witzwil: station à 1,58):population mère de la lignée de Witzwil (pl. 4, fig. 43-52).
Fig. 67-68. Var. *turgida* Mke. Exemplaires de la Réserve (lac de Neuchâtel, près Witzwil: station à 1,63).
Fig. 69-70. Var. *elophila* Bgt. Marais temporairement recouvert par le lac à la Tène (station à 1,72): population mère de la lignée de la Tène (fig. 1 et 2 de cette même planche).

Les fig. 49-70 illustrent le tableau des p. 340-342.

Explication de la Planche 6

Réduction des figures, $^1/_3$ environ.

Fig. 1- 2. Var. *producta* Colb. Le Loclat près S[t]-Blaise: population à 1,82, mère de la lignée du Loclat, de race I (fig. 1-10 de la pl. 3).

FIG. 3- 4. F. *turgida* et type. Canal de Thielle à Witzwil (stations à 1,69-1,82) population mère de la lignée de Thielle, de race II (fig. 11-24 de la pl. 3). L'exemplaire 3 est une morphose contractée due au courant. L'exemplaire 4 représente la forme normale de la population.

FIG. 5- 6. F. *turgido elophila*. Champion: population (à 1,75 de moyenne), mère de la lignée de Champion de race II B (fig. 35-42 de la pl. 4).

FIG. 7- 8. Type à Monsmier (mare à 1,78): population mère de la lignée de Monsmier (fig. 13-29 de la pl. 5) dont une fraction a été élevée en agitateur.

FIG. 9-10. F. *turgida* et *elophila* à Champion: population (1,72 de moyenne), mère de la lignée de Champion de race III (pl. 4, fig. 25-34).

FIG. 11-14. Formes *intermedia* God. des étangs de la Directe (ancien lac de Neuchâtel): stations à 1,59-1,61. Les individus 11 et 12 représentent la moyenne de la population, les individus 13 et 14 les formes semi-lacustres de contraction inférieure à 1,50: population mère de la ligné de la Directe, de race III (voir pl. 4, fig. 62-73).

IG. 15-20. Var. *intermedia* God. des étangs de la Maison Rouge (ancien lac de Neuchâtel): stations à 1,58-1,61: population mère de la lignée de la Maison Rouge, de race III (voir pl. 4, fig. 74-77). L'individu 20 est jeune.

FIG. 21-22. Individus récoltés vivants à Colombier et ayant servi de parents à la lignée de Colombier, de race III (voir pl. 3, fig. 25-35).

FIG. 23-24. Individus récoltés dans une flaque de la grève de Marin, où ils avaient donné naissance aux individus 1-4 de la pl. 4, lesquels, transplantés en aquarium ont servi d'origine à la lignée impure de Marin (voir pl. 4, fig. 5-24).

FIG. 25-26. Var. *Rhodani* à Nidau: population fluviale à 1,50, mère de la lignée de Nidau, de race IV (voir pl. 3, fig. 36-46).

FIG. 27-28. Var. *lacustris* Stud. à Crans près Nyon (station à 1,37 à phénotype le plus contracté du Léman). Ces individus ont servi de parents aux exemplaires élevés en aquarium (lignée de race IV, voir pl. 3, fig. 47 et 48).

FIG. 29. Individu né en eau agitée et ayant passé brusquement en milieu immobile vers le milieu de la croissance. On remarque la déformation de la coquille et l'abaissement brusque de la ligne de suture.

FIG. 30-31. Var. *bodamica* Cless. Individus de contraction extrême (lac de Neuchâtel).

FIG. 32-35. Formes *vulgaris* West. — *subulata* West. de la craie lacustre de la Tène (fin du néolithique).

FIG. 36-37. Var. *vulgaris* cf. *arenaria*, des étangs des environs de Sion (populations à 1,87-1,88).

FIG. 38-39. Id. Environs d'Aproz (stations à 1,89-1,90).

FIG. 40-41. Exemplaires de Woodfordbridge (Essex) près Londres. Var. *arenaria* de même taille, en nature, que les individus d'aquarium.

FIG. 42-43. Formes *vulgaris-subulata*, des canaux d'Aigle (population à 1,87). Exemplaires blanchis au soleil.

FIG. 44-45. Deux morphoses successives de la même race prélevée dans la même mare entre Anet et Monsmier. L'individu 44 représente une population à 178. L'individu 45 représente la génération suivante: population à 1,86 (voir p. 322).

FIG. 46-47. Formes *turgida-intermedia* des stations de Gotstatt (populations à 1,61-1,63): vieille Thielle en communication actuelle avec l'Aar.

FIG. 48. Forme *intermedia* de Borås (Suède).

FIG. 49. Malformation du canal de Thielle à Witzwil (voir p. 312).

FIG. 50. Exemple des malformations contractées du canal de Thielle à Witzwil: individu à deux ouvertures successives (indice 1,38), voir p. 312.

FIG. 51-52. Exemplaire normal et *f. producta* du lac de Zoug, récoltés sur les plantes aquatiques du quai de Zoug à Oberwil.

FIG. 53-54. Var. *intermedia* God. dans un étang à Marin, situé à 100 m. du lac et relié à la nappe lacustre par un fossé (population à 1,62).

FIG. 55-56. Var. *intermedia* God. dans un étang en communication avec le lac au port d'Hauterive (population à 1,53).

FIG. 57-58. Var. *Rhodani* dans la Thielle à Thielle (station à 1,48): population mère de la lignée de Thielle, de race IV (voir pl. 3, fig. 54-55).

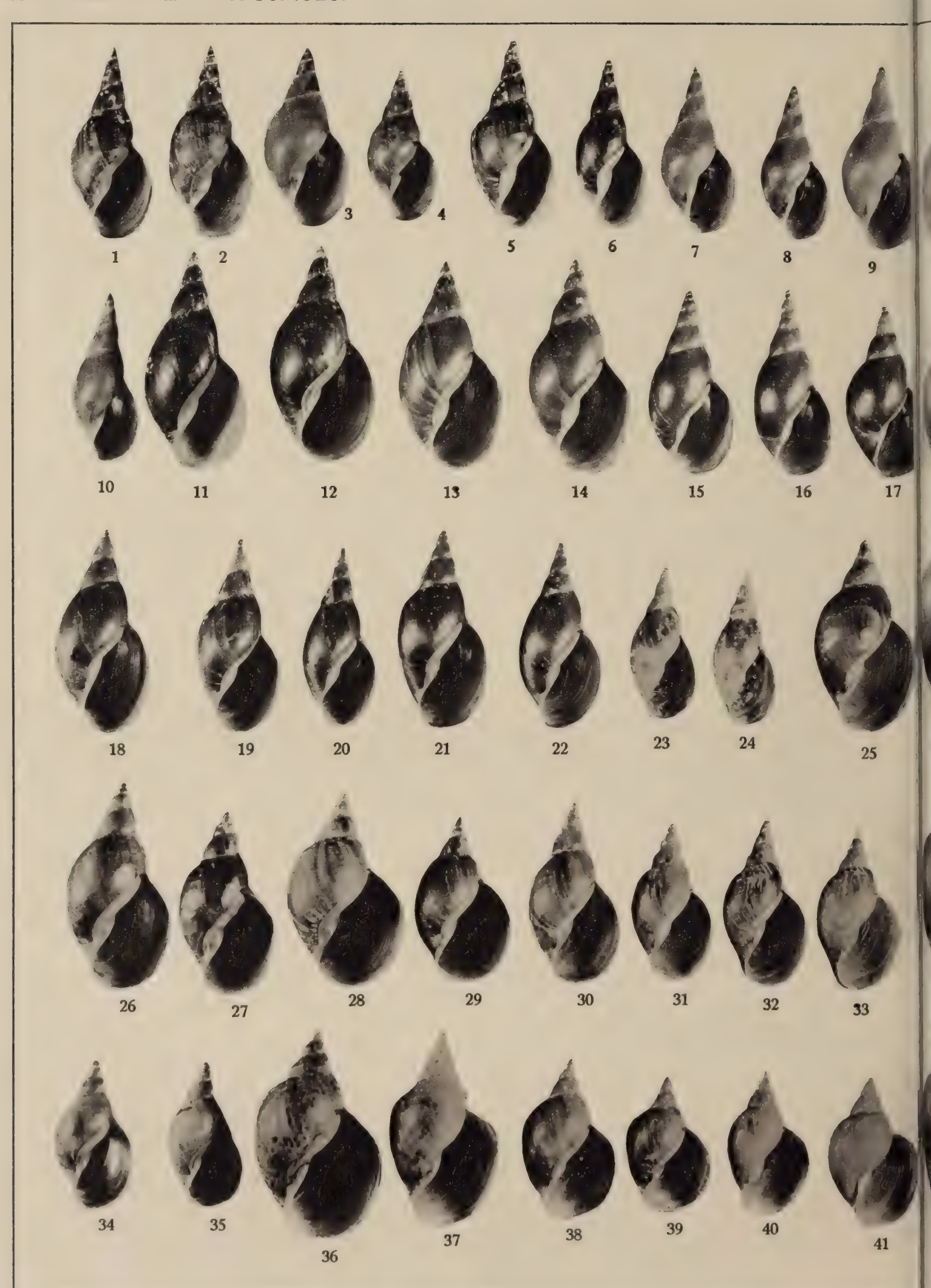
FIG. 59-60. Individus récoltés vivants dans l'Aar à Soleure (population à 1,67 de moyenne).

FIG. 61-62. Individus allongés récoltés dans le fossé reliant l'étang de Marin au lac (population à 1,65). Comparer ces individus aux exemplaires 53 et 54, lesquels proviennent de l'étang lui-même.

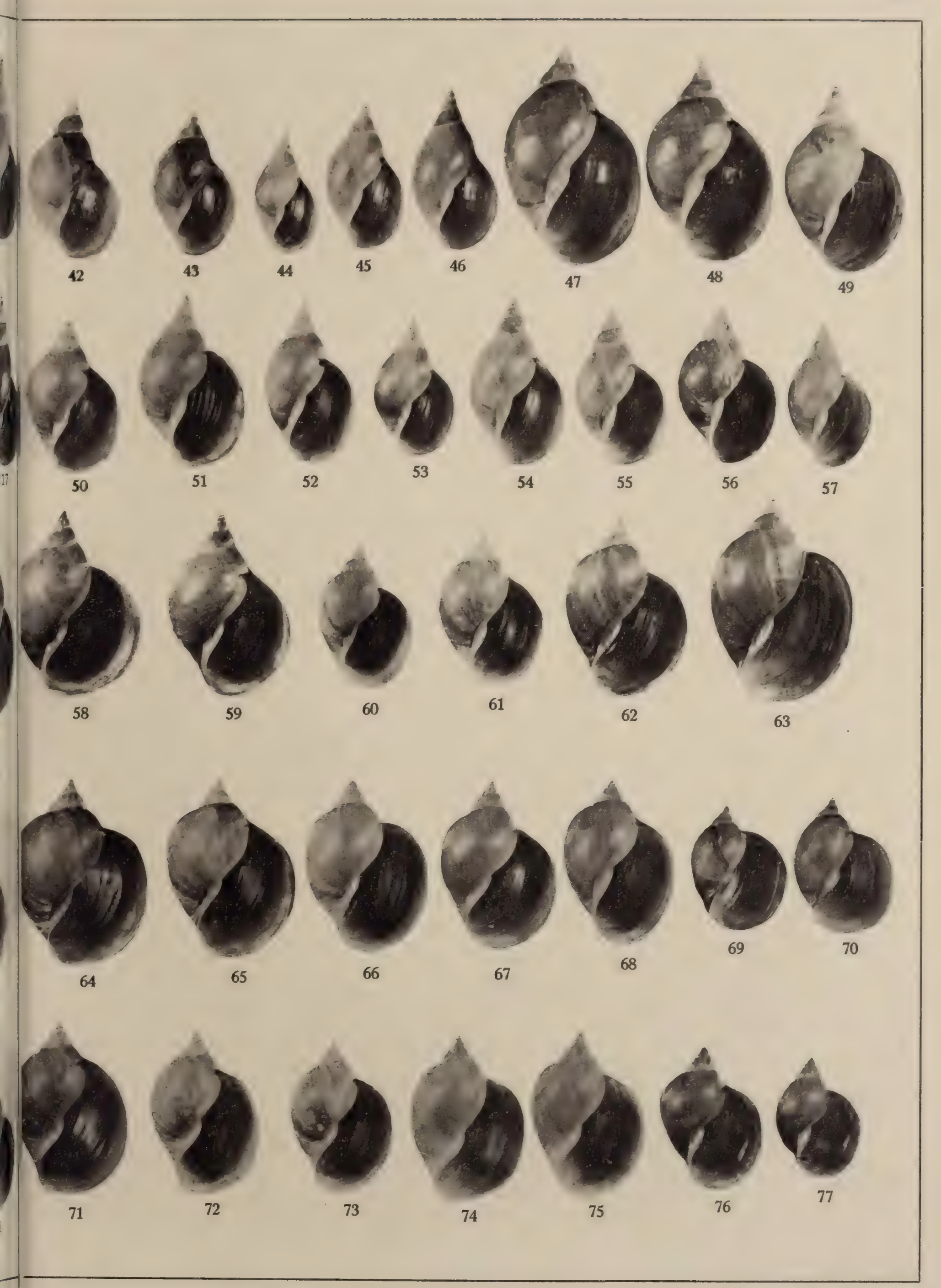
FIG. 63-64. Formes *turgido-elophila* de la vieille Thielle à Thielle (population à 1,71, représentative des stations de marécages).

FIG. 65-67. Var. *palustriformis* Kob. Fossé près d'Anet: population à 1,89 représentative des stations de fossés.

FIG. 68-69. Craie lacustre du Loclat, à la limite de la tourbe: station à 1,84.

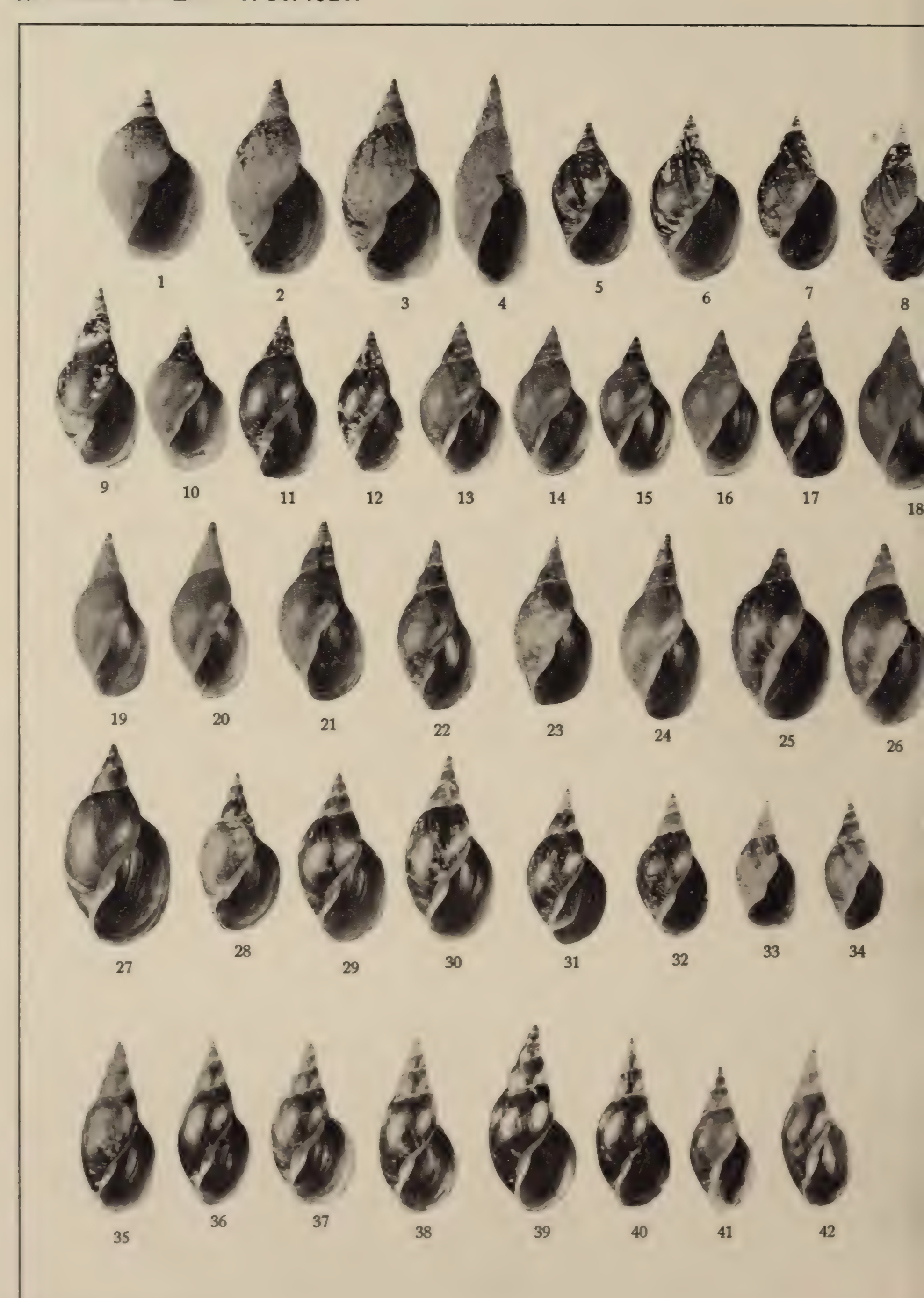

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41

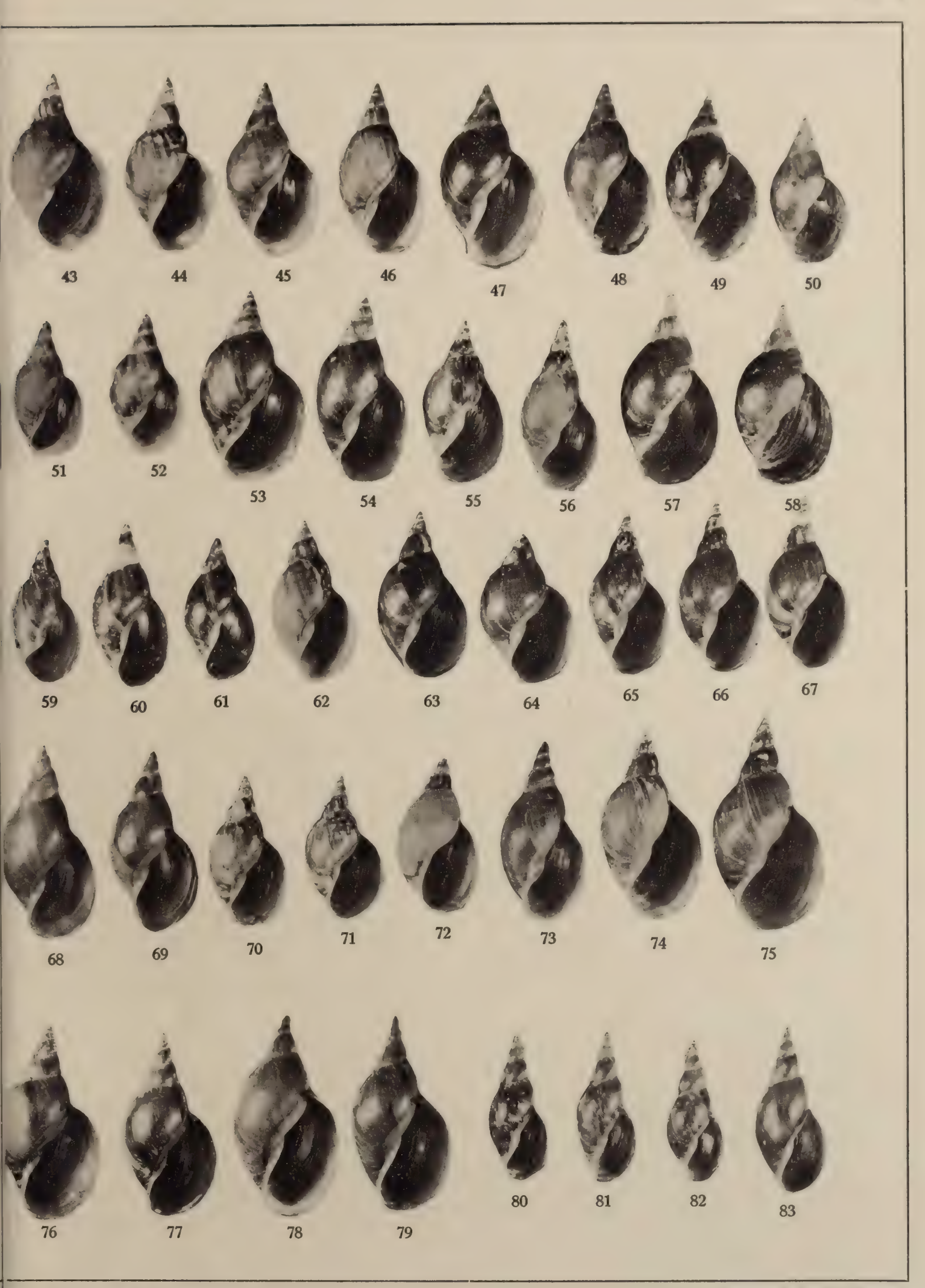
J. PIAGET. —



LIMNAEA STAGNALIS.

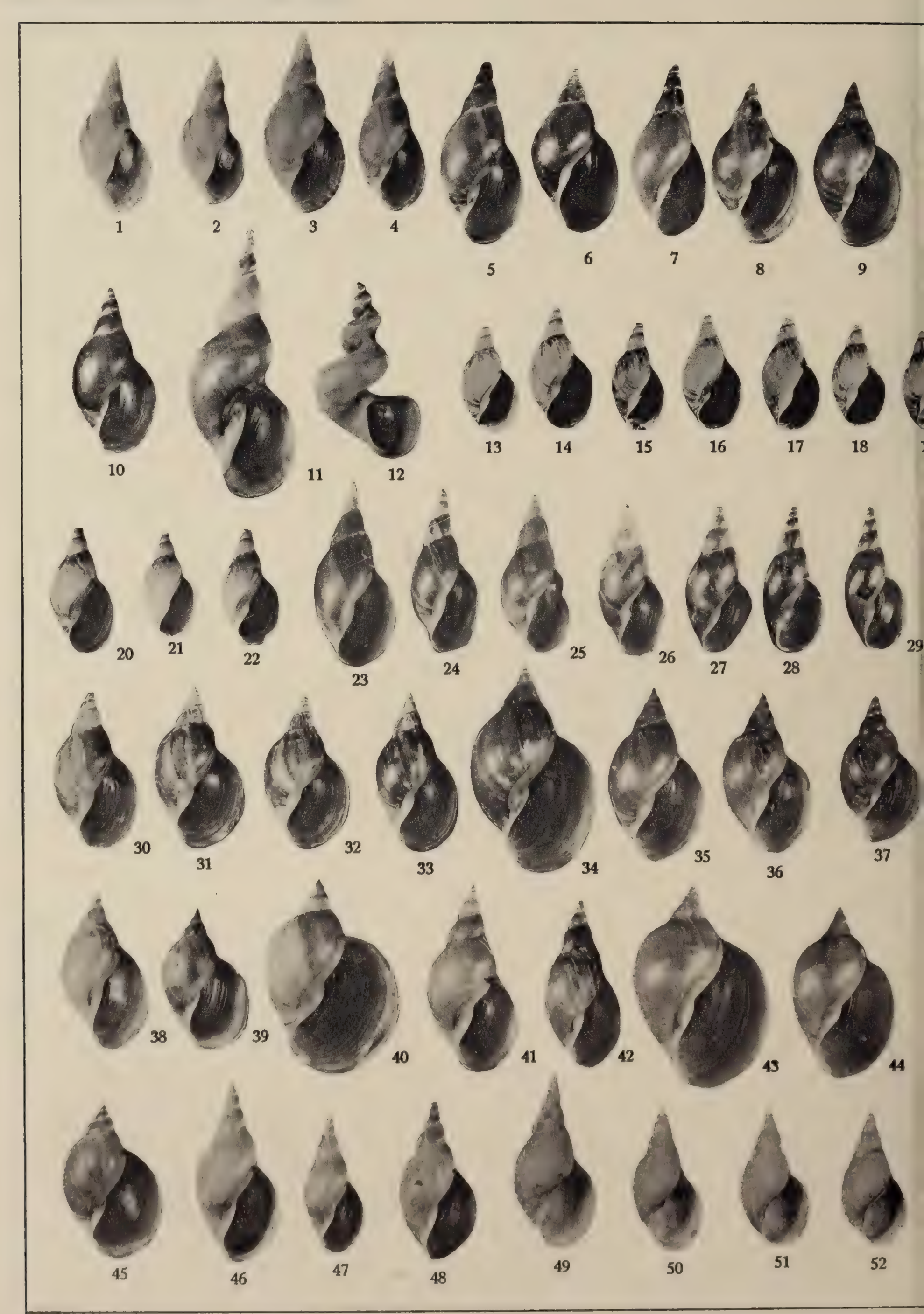
BRUNNER & CIE. S.-A. ZURICH


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42

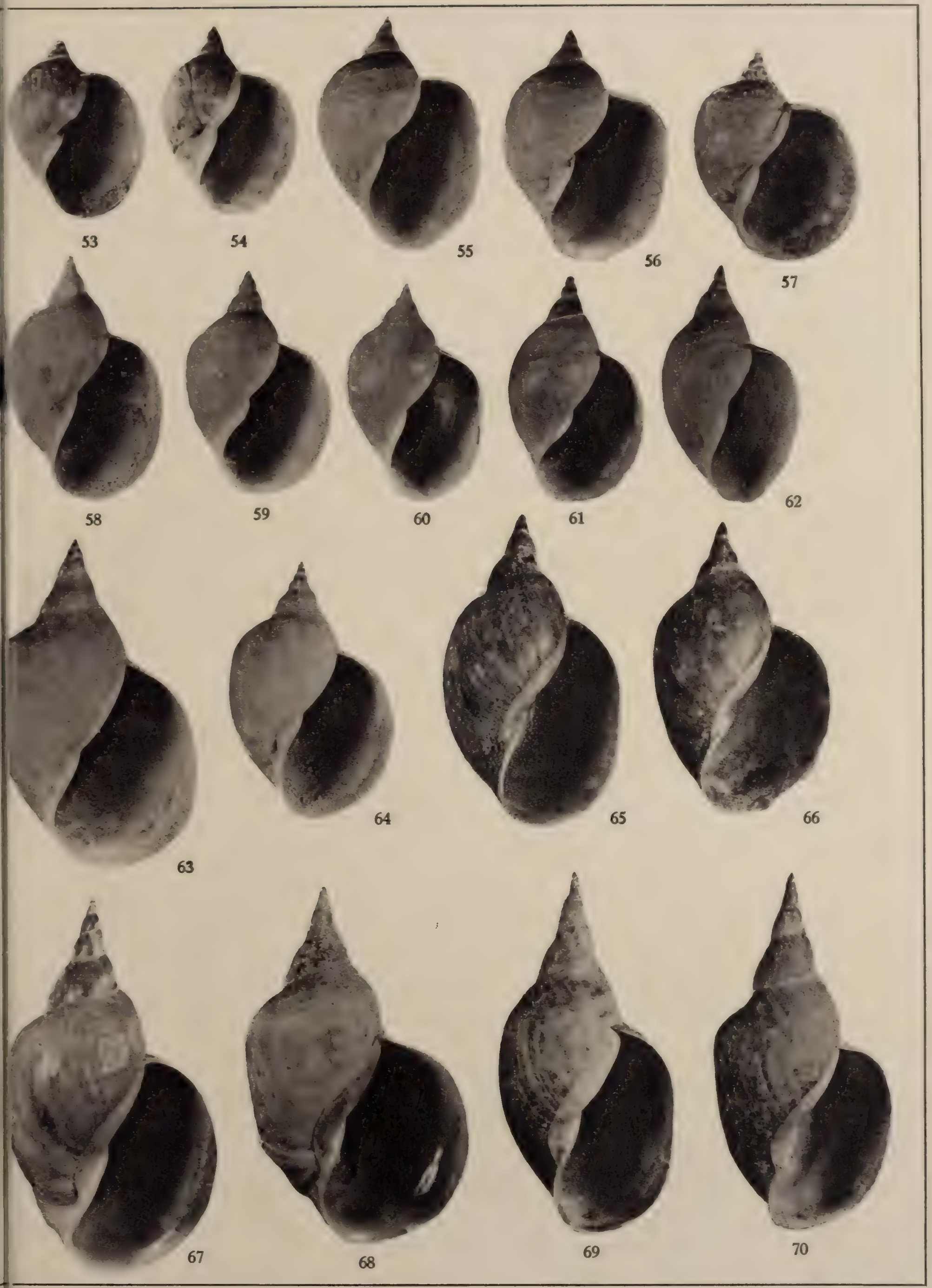


LIMNAEA STAGNALIS.

BRUNNER & CIE. S.-A. ZURICH

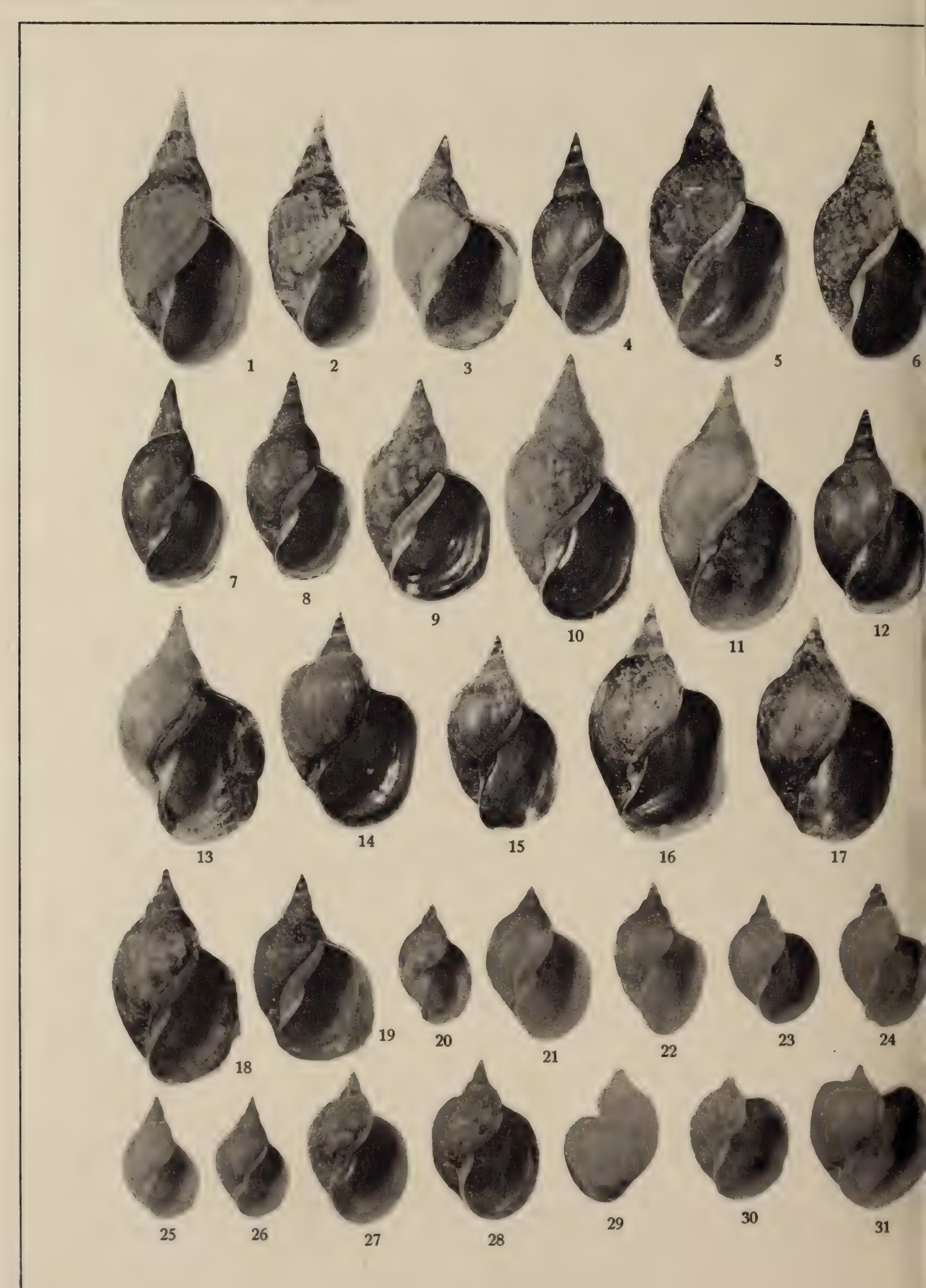

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52

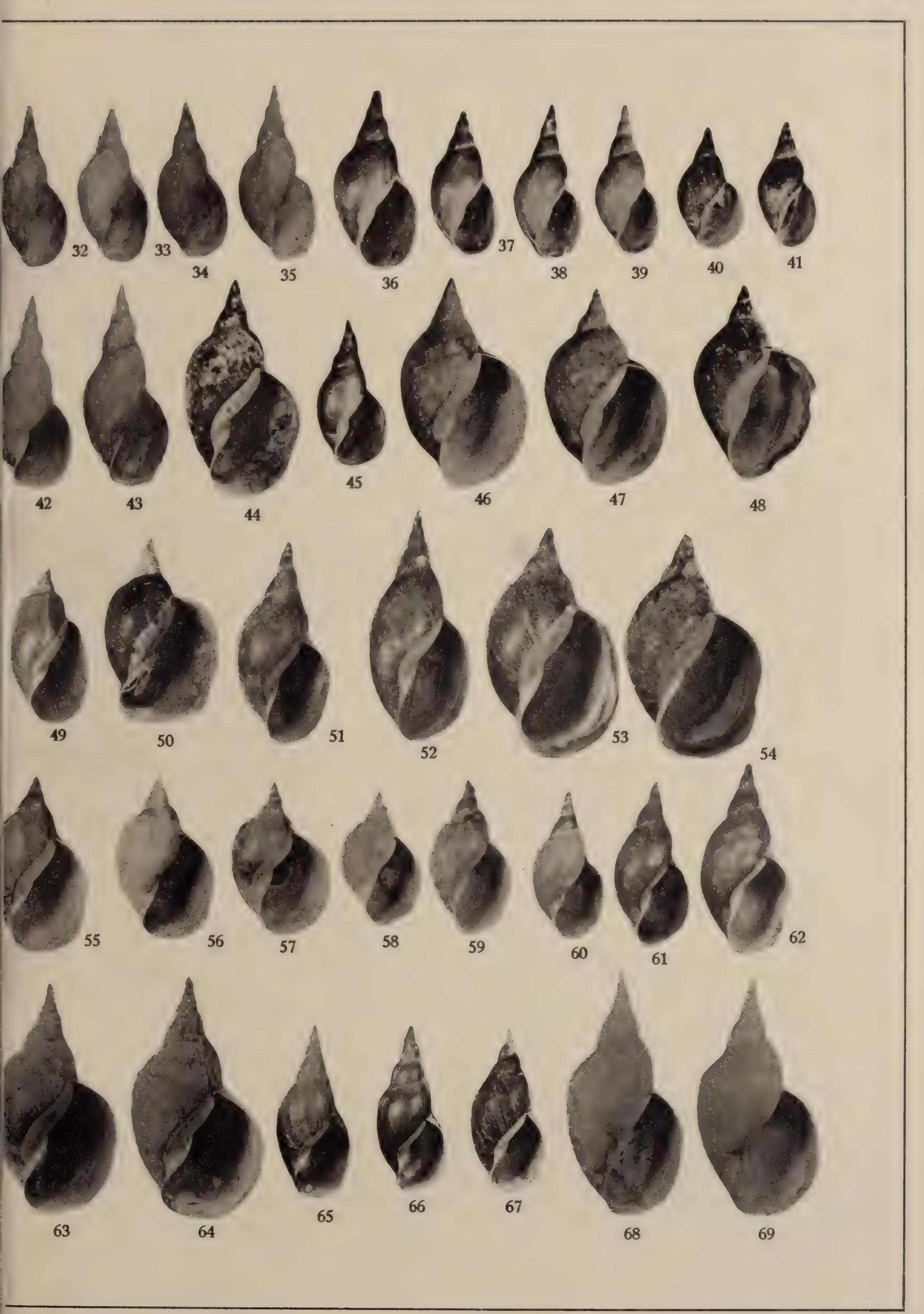
J. PIAGET. —



LIMNAEA STAGNALIS.

BRUNNER & CIE. S.-A. ZURICH


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31



LIMNAEA STAGNALIS.

BRUNNER & CIE. S.-A. ZURICH

Tome 36, nº 18. — Décembre 1929.

J. CARL und K. ESCHER.

ZOOLOGISCHE FORSCHUNGEN IN SÜD-INDIEN (WINTER 1926-27)

Acrididen (Orthoptera) aus Süd-Indien.

von

B. P. UVAROV.

Mit 4 Textfiguren.

Herr Dr. J. CARL hat mich gebeten, die von ihm und Dr. K. ESCHER in Süd-Indien gesammelten Acrididen zu bearbeiten, und ich habe die Arbeit mit grossem Interesse unternommen, da die Fauna Süd-Indiens sehr reich und noch ungenügend bekannt zu sein scheint.

Die Sammlung enthält in der Tat mehrere neue Arten und auch eine neue Gattung, ist aber insbesondere durch gute Serien von Exemplaren einiger ungenügend bekannter Arten wertvoll.

„Eine ebenso grosse Bedeutung kommt ihr in Bezug auf die Kenntnis der vertikalen Verbreitung der Arten zu. I. BOLIVAR, dem wir eine grundlegende Arbeit über die Orthopteren-Fauna Süd-Indiens verdanken [1], empfand es als einen grossen Uebelstand, dass das von den Lehrern am St.-Joseph's College, in Trichinopoly, mit soviel Fleiss gesammelte Material genauer Fundortsangaben entbehrte. So war er genötigt, für das meiste aus den Palnis stammende Material Kodaikanal als Fundort anzunehmen, wodurch schon Funde aus verschiedenen Horizonten vermengt wurden. Noch viel bedauerlicher war die häufige Bezeichnung „Maduré", offenbar eine Entstellung des Namens Madura, den gleichzeitig ein grosser Bezirk, mit Bergen und Ebenen, und eine Stadt in der Ebene tragen. BOLIVAR hat selber die Verwechs-

[1] I. BOLIVAR. *Les Orthoptères de St.-Joseph's College à Trichinopoly (Sud de l'Inde).* Ann. Soc. ent. de France, Vol. LXVI, 1897, p. 282-316 (1re pt.); Vol. LXVIII, 1899, p. 761-812 (2me pt.); Vol. LXX, 1901, p. 580-635 (3me pt.).

lungen vorausgesehen, die daraus entstehen konnten [1]. Carl's Ausbeute bringt nun dank sorgfältigen und genauen Fundortsangaben Ordnung in diese Verhältnisse und erlaubt uns, die Faunen verschiedener Höhenstufen auseinander zu halten. So erweisen sich z. B. zwei bisher nur vom rätselhaften „Maduré" angeführten Arten: *Euprepocnemides pictipes* (Bol.) und die durch ihren Geschlechtsdimorphismus so auffallende *Castetsia dispar* Bol. als horizontal in den Bergen Süd-Indiens zwar weitverbreitete, aber vertikal auf die oberste Stufe der „Grashills" beschränkte Formen. Sie drücken der Insektenwelt dieser Stufe durch ihre Ubiquität und ihren Individuen-Reichtum geradezu ihren Stempel auf und sind, mit Rücksicht auf ihren schmäleren und nach unten hin schärfer begrenzten Verbreitungsgürtel, in noch engerem Sinne Höhenformen als etwa unsere alpinen *Gomphocerus-* und *Podisma-*Arten. Damit stehen auch ihre kleine Gestalt und die Atrophie ihrer Flugorgane im Einklang." [Carl, in litt.]

Die Typen der neuen Arten sind im Museum in Genf, Paratypen auch in London (British Museum) aufbewahrt.

Unterfamilie Eumastacinae.

Mastacides pupaeformis Burr.

Upper Palnis: Mariyanshola, Grasland, 2300 m., 11.-14. IV; Vandaravu, Grasland, 2250 m., 6. IV.

Zwei Larven von Conoor (♀) und Shombaganur gehören vielleicht auch zu dieser Art, man kann aber dessen nicht sicher sein.

Phyllochoreia sp.

Plateau von Mysore: Mudumalai, am Bach, 1000 m., 7. II, 1♂.

Dr. Carl hat die Art als neue (oder eine neue Unterart von *P. ramakrishnai* I. Bol.) bezeichnet. Meine Kenntnis der Gruppe ist aber ungenügend, um eine Entscheidung zu treffen.

[1] Ibid. 2me pt. 1899, p. 761, Fussnote.

Unterfamilie Acridinae.

Acrida exaltata (Walker).

Ebene: Pollachi, 20. II. — Nilgiris: Conoor, XII. — Plateau von Mysore: Mudumalai-Pykara, 10. II; Mudumalai, Busch, 27. II; Gudalur, beim Bungalow. — Anaimalais: Valparai, 4. III. — Lower Palnis: Maryland, 19. IV.

Verbreitet von der Ebene bis zu 1800 m. Höhe.

Pasiphimus sagittaeformis I. Bolivar.

Plateau von Mysore: Masinigudi, Busch, 950 m., 27. II, 1 ♀; Mudumalai, 1000 m., Insel im Fluss, 9. II, 1 ♂.

Beschrieben von Nagody, im Süd-Canara District, 2500 Fuss Höhe.

Carlia gen. nov.

Mit *Pasiphimus* nahe verwandt und davon durch kürzeren Kopf, hinten ausgeschnittenes Pronotum, rudimentäre Elytren und kürzere Knielappen verschieden.

Fühler zusammengedrückt, schwertförmig, obwohl nicht so breit als bei *Pasiphimus*. Kopf wenig länger als Pronotum, beide zusammen der Länge nach einige erhabene Rippen tragend. Vertex horizontal, nicht länger als die Augen, die Ränder ziemlich parallel, die Spitze parabolisch. Das Gesicht sehr schief; Stirnschwiele wie bei *Pasiphimus*. Pronotumdiscus schwach gerundet, hinten stumpfwinkelig ausgeschnitten; Mittelkiel gut ausgebildet; Seitenkiele schwächer; Seitenlappen länger als hoch, deren Unterrand vorn aufsteigend. Prosternum einfach. Mesosternallappen breit getrennt in beiden Geschlechtern; Metasternallappen schmal getrennt. Elytren ungefähr so lang als das Pronotum, ganz lateral, lanzetförmig, mit fast geraden, stark ausgeprägten Adern. Hinterfemora schmal; Knielappen spitzig, aber kurz. Hintertibien mit 11-12 Dornen. Abdomen mit niedrigen Längsrippen versehen.

Diese interessante neue Gattung steht dem afrikanischen *Odontomelus* nahe, ist aber durch das viel längere Fastigium und die mehr gedrungene Gestalt deutlich davon verschieden.

Carlia carinata, sp. n.

Anaimalais: Tanakamalai, untere und obere Grasstufe, 2200-2500 m., 10. III, 2 ♂ (die Type inbegriffen), 1 ♀; Grashügel südlich von Valparai, 1239 m., 5. III, 1 ♀; Ibexhill bei Attakati, Gipfel, zwischen Grasbüscheln, 1060 m., 26. II, 2 ♂, 2 ♀.— Lower Palnis: Maryland, Westhang, 1550 m., 19. IV, 1 ♀.

♂ (Type). Fühler etwas länger als Kopf, Pronotum und Mesonotum zusammen. Fastigium viel länger als breit; Ränder glatt, ein wenig erhaben; Oberfläche mit zwei unregelmässigen Längsrippen und glattem Mittelkiel; die parabolische Querfurche hinter der Mitte und nicht gut entwickelt. Die Fastigiumgrübchen sehr schmal, vorne spitzig verengt, bis zu zwei Drittel des Fastigiums erreichend.

Die Oberfläche des Pronotums jederseits des Mittelkieles mit zwei vollständigen und einigen abgekürzten, unregelmässigen Rippen.

Elytren bis zur Mitte des zweiten Tergites reichend, ziemlich stark zugespitzt.

Die Färbung ist die von dürrem Gras, stellenweise etwas gebräunt, und mit unregelmässig zerstreuten, schwärzlichen Punkten. Hintertibien gegen das Ende bräunlich; ihre Dornen mit schwarzen Spitzen.

♀ (Paratype). Fühler kürzer als Kopf und Pronotum zusammen. Elytren nur ein wenig über den ersten Tergit hinausreichend.

Körperlänge: ♂ 19, ♀ 29; Pronotumlänge: ♂ 3, ♀ 5; Elytrenlänge: ♂ 3, ♀ 4; Hinterfemurlänge: ♂ 8, ♀ 11 mm.

Einige von den paratypischen Exemplaren sind etwas dunkler gefärbt. Exemplare vom Ibexhill, insbesondere die Weibchen, haben etwas kürzeres und vorn verschmälertes Fastigium; dieses Merkmal dürfte von subspezifischem Werte sein; man müsste aber längere Serien studieren, um zu entscheiden, ob es nicht individuell variabel ist.

Gelastorhinus semipictus (Walker).

Mysore Plateau: Mudumalai, Busch, 1000 m., 27. II. — Anaimalais: Attakatti, Ibexhill, hohes Gras, 26. III. — Lower Palnis: Maryland, Westhang, 19. IV.

Phlaeoba rotundata sp. n.

Upper Palnis: Kodaikanal, 2100 m., 15. IV, 1 ♂ (Type). — Mysore Plateau: Masinigudi, 1. II 1927, hohes Gras in Busch, 1 ♂. — Chicacala, Gaujam, 29. IV 1910, 1 ♀ (British Museum coll.).

P. tenebrosa (Walker), aus Yunnan, nahestehend, aber kleiner und mit längerem Fastigium.

♂ (Type). Mittelgross, schlank, ziemlich stark runzelig und punktiert.

Fühler merklich länger als Kopf und Pronotum zusammen, fast bis zur Spitze flachgedrückt, an der Basis ein wenig erweitert.

Gesicht sehr schräg. Stirnschwiele tief gefurcht, unten almählig erweitert. Fastigium länger als breit, an der Basis verengt, fünfeckig, aber die Ränder etwas konvex; Apicalecke spitzig, etwas zugerundet; Mittelkiel gut entwickelt, aber das Pronotum nicht erreichend.

Pronotum der Länge nach etwas gerunzelt, aber ohne deutliche Längsrippen, wie in *P. panteli* Bol. Oberfläche sehr schwach quergerundet. Mittelkiel sehr gut entwickelt, sehr scharf. Seitenkiele kaum merklich, gerundet, nicht glatt. Die typische Furche liegt in der Mitte. Hinterrand stumpfeckig, die Ecke nicht gerundet. Seitenlappen viel länger als hoch; Unterrand in der vorderen Hälfte aufsteigend und konkav.

Elytren schmal, am Ende schräg abgeschnitten, über die Hinterkniee hinaus reichend.

Subgenitalplatte spitzkonisch, ziemlich lang.

Schmutzig-braun gefärbt, mit einigen dunkleren Punkten und Strichen. Hinterflügel bläulich an der Basis.

♀ (Paratype). Grösser als das Männchen und weniger schlank. Fühler deutlich kürzer als Kopf und Pronotum, in der Basalhälfte deutlich erweitert. Fastigium ein wenig länger als breit; die Spitze stumpfeckig.

Totallänge: ♂ 19, ♀ 27; Pronotum, ♂ 4, ♀ 5; Elytren: ♂ 17, ♀ 23; Hinterschienen: ♂ 11, ♀ 16 mm.

Die neue Art ist von allen bekannten indischen Arten durch die undeutlichen, gerundeten Pronotumseitenkiele sehr gut unterschieden.

Paraphlaeoba platyceps I. Bolivar.

Nilgiris: Conoor, XII 1926; Bangitappali und Arabetta, 2200-2400 m., 20. I; Avalanche, Waldlichtung mit hohem Gras, 2000 m., 18. I. — Lower Palnis: Maryland, Westhang, 19. IV. — Upper Palnis: Grasland bei Shembagonur, 17. IV; Mariyanshola und Kodaikanal, 2100-2300 m., 15. IV.

Wie die vorliegende Serie zeigt, ist die Art in der Grösse, Skulptur und auch in der Form der Pronotumseitenkiele ziemlich variabel.

Phlaeobida angustipennis I. Bolivar.

Ebene: Pollachi, trocken, 21. II, 1 ♀.

Paraduronia carinata I. Bolivar.

Anaimalais: Tanakamalai, Gipfel, 2514 m., 6. III. — Upper Palnis: Mariyanshola, Kodaikanal, 2100-2300 m., 11.-15. IV.

Madurea cephalotes I. Bolivar.

Nilgiris: Avalanche, trockenes Grasland, 18. I; Bangitappali, Grashalden, 2200 m., 19. I. — Anaimalais: Attakatti, 1000 m., Waldlichtung mit Stauden, 22. II.

Zygophlaeoba truncaticollis I. Bolivar ?

Upper Palnis: Höhen bei Kukkal, ca. 2000 m., Grasland, 1 ♀; Halde bei Kukkal, 1 ♀.

Die Artsystematik in dieser Gattung ist in einem fast hoffnungslosen Zustande. I. Bolivar hat zuerst zwei Arten (*sinuatocollis* und *truncaticollis*) beschrieben, die eine nach einem einzigen Männchen, die andere nach einem Weibchen, beide von unbekanntem Orte, anscheinend von Kodaikanal. Später hat er noch zwei Arten von den Shevaroys beigefügt; alle vier Beschreibungen sind aber sehr ungenügend, ohne jede Abbildung und fast ganz unabhängig, d. h. der Autor hat die Verschiedenheiten jeder Art von den anderen nicht angegeben. Die Typen von den zwei erstbeschriebenen sind verloren gegangen, eine Paratype von *Z. atractocera* und die Type von *Z. foveopunctata*, ein Männchen, ist vor mir; ohne eine

Wiederbeschreibung aller Typen kann man mit diesen Arten nichts anfangen.

In der guten Serie von Exemplaren, die die schweizerische Expedition gesammelt hat, scheinen 5 bis 6 Arten enthalten zu sein. Man muss aber sehr vorsichtig sein, da wir gar nichts über die mögliche individuelle Variabilität der Arten wissen. Darum scheint es mir am besten, nur zwei Arten anzuführen; die eine davon ist der Beschreibung von *Z. truncaticollis* sehr nahe stehend, und die andere soll neu sein und ist als solche beschrieben. Einige Exemplare sind unbestimmt gelassen.

Zygophlaeoba collina sp. n.

Nilgiris: Elkhill, sonnige Westhalde unter dem Gipfel, ca. 2400 m., 14. I 1927, 1 ♂ (Type), 3 ♀. — Anaimalais: Ibexhill bei Attakatti, Grashalden bis zum Gipfel, 950-1060 m., 26. II 1927, 6 ♀.

♂. Fühler fast bis zur Mitte des Pronotums reichend; Glieder 3. bis 7. breit, 8. und 9. kleiner, sehr gut voneinander getrennt; die apikalen Glieder fast so breit als die basalen, aber gerundet.

Gesicht sehr schief. Stirnschwiele gefurcht, oben und unten punktiert, in der Seitenansicht gerade. Fastigialgrübchen nach vorne verengt, mit scharfen Rändern. Fastigium deutlich länger als breit; Apikalecke spitzig; Mittelkiel hinter der bogenförmigen Furche deutlich; Seitenkiele hinter der Mitte des Occiputs verwischt. Oberfläche des Kopfes undeutlich gerunzelt.

Pronotum der Länge nach unregelmässig gerunzelt. Seitenkiele im allgemeinen gerade und parallel, nicht ganz regelmässig. Hinterrand gerade abgestutzt. Seitenlappen grob gerunzelt und punktiert; Unterrand streng sinuiert.

Elytren bis zur Mitte des zweiten Tergites reichend, länglich-oval, am Ende fast zugespitzt.

Bräunlich-lehmgelb, mit unbestimmter bräunlicher Zeichnung.

♀ (Paratype). Fühler relativ kürzer, an der Aussenseite deutlich gezähnt. Fastigium parabolisch, Apikalecke spitz.

Totallänge: ♂ 15, ♀ 20; Pronotum: ♂ 3, ♀ 4; Elytren: ♂ 3, ♀ 4.5; Hinterschenkel: ♂ 9, ♀ 11 mm.

Die neue Art ist deutlich grösser als *Z. atractocera* und *Z. truncaticollis*. Von *Z. sinuatocollis* unterscheidet sie sich sofort durch das

nicht ausgeschnittene Pronotum, von *Z. foveopunctata* durch die geraden Seitenkiele des Pronotums.

Zygophlaeoba spp.

Es sind in der Sammlung noch acht Weibchen vom Elkhill, zusammen mit *Z. collina* gesammelt, die aber von der neuen Art verschieden sind und drei distinkte Arten vorzustellen scheinen. Ein Weibchen von Vandaravu, in den Upper Palnis, und ein anderes aus Pollachi, sind auch von allen anderen etwas verschieden. Ich halte es jedoch für überflüssig, weitere neue Arten dieser Gattung nach Einzelstücken und kleinen Serien zu beschreiben.

Leva cruciata I. Bolivar.

Ebene: Coimbatore, 18. II 1927, 1 ♀. — Plateau von Mysore: Masinigudi, Busch, 29. I 1927, 1 ♀; ebenda, trockener Busch, 1. II 1927, 1 ♂.

Leva indica I. Bolivar.

Ebene: Coimbatore, 18. II 1927, 1 ♀.

Capulica alata sp. n.

Plateau von Mysore: Masinigudi, 900-1000 m., Buschgras, 29. I 1927, 2 ♂, 3 ♀.

Von der einzigen Art der Gattung (*C. pulla* Bol.) durch vollständige Elytren und Flügel, kürzere und verdickte Fühler, längeres und hinten gerundetes Pronotum, nicht geschwärzte Hinterkniee und andere Merkmale sehr deutlich verschieden.

♂ (Type). Klein und sehr schlank.

Fühler bis zum Hinterschenkel reichend, ziemlich dick, jenseits der Mitte deutlich verdickt, am Ende zugespitzt.

Kopf spitz-konisch, kürzer als das Pronotum. Gesicht sehr schräg, punktiert. Stirnschwiele vollständig gefurcht, oben verschmälert. Fastigium etwas länger als breit, parabolisch, mit spitzem Gipfel; Oberseite konkav, mit einer sehr deutlichen kreisförmigen Furche, und einem Mittelkiel, der hinter der Furche beginnt und bis zum Pronotum reicht; der Kiel ist auch von zwei unregelmässigen submedianen Kielen begleitet. Fastigialgrübchen

ganz vertikal, von oben nicht sichtbar, deutlich konkav, länger als breit, deutlich gekrümmt, vorne sich verschmälernd.

Pronotum seitlich zusammengedrückt. Oberfläche sehr schwach dachförmig, gerunzelt; Vorderrand breit gerundet; Hinterrand gerundet, vorragend. Mittelkiel sehr deutlich, durch die typische Furche in der Mitte unterbrochen; Seitenkiele stumpf, aber ganz deutlich, gerade, nach hinten etwas divergierend, durch zwei Furchen unterbrochen. Seitenlappen fast flach (in *C. pulla* deutlich konvex), länger als hoch; Vorderecke stumpf; Hinterecke fast gerade, aber breit gerundet; Unterrand in der Vorderhälfte etwas konkav und absteigend; Oberfläche der Lappen mit einem stumpfen Längskiel ein wenig unterhalb der Mitte.

Elytren bis über die Hinterkniee reichend. Mediastinalfeld etwas erweitert, kurz. Area scapularis erweitert, mit wenigen schrägen Aederchen versehen. Area discoidalis ziemlich breit, mit wenigen quadratischen Zellen und einer unvollständigen Falschader. Area interulnaris ebenso breit als Area discoidalis. Hinterflügel entwickelt.

Hinterschenkel schlank.

Gesamtfärbung bräunlich. Seitenlappen des Pronotums oberhalb des Längskieles kastanienbraun, unterhalb desselben strohgelblich; das kastanienbraune Band erstreckt sich auch auf die Kopfseiten und die Pleuren. Elytren mit einigen dunkeln Flecken im Discoidalfelde. Hinterschenkel ohne Flecken oder Binden; Hinterkniee seitlich kaum merklich verdunkelt. Hinterschienen unten etwas gebräunt; Dornen mit schwarzen Spitzen.

♀ (Paratype). Fühler den Hinterrand des Pronotums nicht erreichend. Fastigium nicht länger als breit. Pronotum mit einigen wenig deutlichen Längsrippen versehen.

Totallänge: ♂ 12,5, ♀ 14; Pronotum: ♂ 2,5, ♀ 3; Elytren: ♂ 10, ♀ 11; Hinterschenkel: ♂ 7, ♀ 8 mm.

Ich habe die neue Art mit der Type von *Capulica pulla* Bol. verglichen und die Unterschiede zwischen diesen beiden Arten sehr gross gefunden. Doch liegt es ausser Zweifel, dass sie zu derselben Gattung gehören. Bolivar hat *Capulica* zu der Gruppe *Chrysochraontes* gestellt; das ist aber kaum richtig. Die Fastigialgrübchen sind in *Capulica* denen von *Leva* sehr ähnlich, und auch habituell sind beide Gattungen sehr ähnlich; *Capulica* hat aber die Oberfläche des Kopfes, mit seinen submedianan Längskielen

ganz wie in *Aulacobothrus* gebildet, und es scheint mir richtiger, *Capulica* mit der letzteren Gattung in dieselbe Gruppe unterzubringen.

Aulacobothrus strictus I. Bolivar.

Lower Palnis: Maryland, 1600 m., 18. IV. Perumalmalai, mittlere Stufe, 1770-1980 m., 21. IV. — Upper Palnis: Kukkal, 1900 m., 31. III-4. IV, verbranntes Gras; Pumbarai, 1800 m., Grasland; Kavunje-Vandaravu, 5. IV.

Die Exemplare von Kukkal, lebend im verbrannten Gras gesammelt, und ein Weibchen von Maryland sind fast schwarz gefärbt, einige davon auch mit einer ledergelben Längsbinde auf dem Kopfe, Pronotum und Elytren; auch die Hintertibien sind in solchen Exemplaren schwärzlich.

Aulacobothrus luteipes (Walker).

Plateau von Mysore: Masinigudi, 900-1000 m., 29. I-3. II 1927, trockener Busch, Gras im Busch, eine Serie von Exemplaren; Mudumalai, 1000 m., II 1927; Pykara-Gudalur, 10. II 1927. — Lower Palnis: Maryland, Westhang, 19. IV 1927. — Anaimalais: Kokumalai, bei Attakatti, sehr trocken, 3. III 1927.

Diese Art ist ziemlich variabel. Die Elytren können etwas kürzer als die Hinterschenkel sein, oder merklich über die Hinterkniee reichen. Die Discoidalarea variiert etwas in der Breite. Pronotumseitenkiele bisweilen sehr schwach und deutlich gekrümmt, oder besser entwickelt und fast gerade. Die Farbe variiert auch; das muss man aber erwarten. Alle diese Variationen sind aber nicht bestimmt genug, um als wichtig angesehen zu werden; sie werden wohl nur individuell sein, da man auch von demselben Orte ziemlich verschiedene Formen sehen kann.

Aulacobothrus socius I. Bolivar ?

Lower Palnis: Perumalmalai, mittlere Stufe, 1770-1980 m., 21. IV, 1 ♂.

Ich kenne die Art nur nach der Beschreibung Bolivar's und nach einem weiblichen Exemplare von Kodaikanal, das von Morgan Hebard als *A. socius* bestimmt war. Die Originalbeschrei-

bung ist nicht ausführlich genug, um die Art ganz sicher bestimmen zu lassen.

Ich habe die Art als ein Synonym von *A. decisus* Walker betrachtet (Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, vol. VII, 1921, p. 482); jetzt glaube ich aber, dass sie es nicht ist; *A. decisus* ist ein grösseres und mit längeren Elytren versehenes Insekt, als *A. socius* nach der Beschreibung zu sein scheint. Wenn das mir vorliegende Paar wirklich zum *A. socius* gehört, dann kann man auch einen sehr guten Unterschied in den Pronotumkielen sehen: die Kiele sind in *A. decisus* eckig gebogen, und in *A. socius* (?) sind sie bogenförmig.

Aulacobothrus collinus, sp. n.

Plateau von Mysore: Masinigudi, Busch-Gras, 900-1000 m., 29. I 1927, 2 ♂ (die Type inbegriffen); ebenda, Busch, 1. II 1927, 1 ♂, 1 ♀. — Anaimalais: Kokumalai, bei Attakatti, 900 m., sehr trocken, 3. III 1927, 1 ♀.

Dem *A. decisus* Walk. etwas ähnlich, aber von gedrungener Gestalt, mit kürzeren Elytren und Pronotum.

♂ (Type). Fühler deutlich länger als Kopf und Pronotum. Kopf gross, etwas über das Pronotum hervorragend. Stirnschwiele dick, gewölbt, deutlich punktiert. Fastigium oval, vorn etwas zugespitzt, ein wenig länger als breit, wenig eingedrückt, aber mit gut ausgeprägten Rändern. Die Grübchen deutlich schräg gestellt, eingedrückt, länglich-oval, ungefähr zweimal so lang als breit. Augen gross, unten sehr breit gerundet. Hinterkopf gerunzelt, mit drei unregelmässigen, aber deutlichen Kielen versehen.

Pronotum kurz, seitlich wenig zusammengedrückt, deutlich gerunzelt. Mittelkiel sehr deutlich, durch die typische Furche in der Mitte unterbrochen. Seitenkiele deutlich, obgleich fein, im vorderen Drittel stumpfeckig eingebogen, nach vorn wenig, nach rückwärts stark divergierend. Hinterecke stumpf, wenig vorragend. Seitenlappen deutlich höher als lang, gerunzelt und punktiert; Unterrand gerundet, vorn aufsteigend.

Mesosternallappen quer, zweimal so breit als lang; ihr Zwischenraum ziemlich eng, länger als breit. Metasternallappen zusammenstossend.

Elytren die Hinterschenkel nur wenig überragend, ziemlich breit.

Scapularfeld erweitert. Discoidalfeld bis über die Mitte der Elytren reichend, mässig breit, mit zwei Reihen von Zellen und einer unregelmässigen Discoidalader.

Hinterschenkel relativ kurz und dick.

Gesamtfarbe dunkelbraun. Pronotum einfärbig. Elytren mit einer Reihe von kleinen, schwärzlichen Flecken in dem Scapularfelde und grossen dunkeln Flecken längs des Mittelteils. Hinterflügel an der Spitze verdunkelt. Hinterschenkel mit undeutlichen dunkeln Flecken auf der Oberseite und seitlich schwärzlichen Knieen; Innenseite und Hinterschienen orangerot; untere Kiele der Aussenseite der Hinterschenkel mit schwärzlichen Punkten.

♀ (Paratype). Fühler kaum länger als Kopf und Pronotum zusammen. Stirnschwiele sehr dick und gerundet, unten verwischt. Fastigialgrübchen wenig eingedrückt, punktiert. Kopf und Pronotum deutlich runzelig punktiert. Gesamtfärbung wie im Männchen, die Oberseite aber mit einem blassen Streifen.

Totallänge: ♂ 14,5, ♀ 22; Pronotum: ♂ 3, ♀ 4; Elytren: ♂ 13,5, ♀ 18; Hinterschenkel: ♂ 10, ♀ 13 mm.

Aulacobothrus spp.

Es sind in der Sammlung noch einige *Aulacobothrus*-Exemplare zu finden, die man mit keinen beschriebenen Arten zusammenbringen kann. Das sind aber nur Einzelstücke von verschiedenen Orten und es ist unmöglich zu entscheiden, welche davon nur individuelle oder Lokalformen darstellen und welche man als Arten ansehen könnte. Um neue Arten zu beschreiben, muss man grössere Serien abwarten.

Bababuddinia bizonata I. Bolivar.

1918. Revista R. Acad. Cien. Ex., Fisic. y Natur. Madrid, XVI, p. 382.

Plateau von Mysore: Mudumalai, 1000 m., trockener Buschwald, 4. II 1927; Gudalur, 1000 m., Buschwald, 12. II 1927. — Anaimalais: Attakatti, 1000 m., Waldlichtung mit Stauden, 22. II 1927; Attakatti, Ibex-hill, 25. II; Attakatti, Kokumalai, sehr trocken, 3. III.

Diese gute Serie zeigt, dass die Art ziemlich variabel ist. Besonders auffallend ist, dass das Pronotum bald sehr grob gerunzelt ist

und dann die Seitenkiele fast ganz verwischt sind, bald aber die Kiele vollständig entwickelt sind und das Pronotum nur sehr undeutlich gerunzelt ist. Die extremen Formen sind aber durch Uebergänge verbunden und man muss sie als individuelle Varietäten ansehen, umsomehr als beide Formen an mehreren Orten zusammen vorkommen. Die Fühler variieren auch etwas in der Länge.

Aiolopus tamulus Fabricius ?

Ebene: Coimbatore, 13. VII. — Nilgiris: Conoor, trockene Heide gegen Lady Cunnings Seat, XII; ebenda, Heideland, ca. 1700 m., 21. XII. — Plateau von Mysore: Mudumalai, Busch, 1000 m., II 1927. — Lower Palnis: Maryland, Westhang, 1500 m., 19. IV.

Es ist noch nicht möglich, die Arten dieser Gruppe mit Sicherheit zu benennen, da niemand sie kritisch studiert hat.

Unterfamilie ŒDIPODINAE.

Chloebora grossa Saussure.

Plateau von Mysore: Masinigudi-Pykara, Buschwald, 3. II, 1 ♂.

Oedaleus abruptus (Thunberg).

Ebene: Pollachi, 20. II; Coimbatore, 18. II. — Nilgiris: Conoor, Heideland, 1650-1850 m., 21. XII. — Plateau von Mysore: Masinigudi, 900-1000 m., Gras in Busch, 1. II. — Anaimalais: Kokumalai, bei Attakatti, sehr trocken, 3. III.

Oedaleus senegalensis Krauss.

Ebene: Pollachi, 20. II.

Gastrimargus africanus orientalis Sjöstedt.

Nilgiris: Conoor, Südhalde, 1800 m., 6. I 1927. — Plateau von Mysore: Masinigudi, 900-1000 m., hohes Gras

mit Busch, 1. II 1927. -- Anaimalais: Grashügel bei Valparai, 1240 m., 5. III 1927.

Heteropternis respondens (Walker).

Nilgiris: Conoor, 1800 m., I. 1927. — Plateau von Mysore: Mudumalai, 1000 m., Busch, 8. II. — Anaimalais: Valparai, Talboden, 1100 m., 4. III; ebenda, Naduar-Estate, 9. III. — Lower Palnis: Maryland, Westhang, 1550 m., 19. IV. — Upper Palnis: Kavunje-Vandaravu, 2200 m., 5. IV.

Dittopternis venusta (Walker).

Ebene: Süd von Pollachi, 26. II. — Plateau von Mysore: Mudumalai, 1000 m., Busch, II. 1927; Masinigudi-Pykara, 1000 m., Buschwald, 3. II. — Anaimalais: Attakatti, Ibex-Hill, 25. II.

Pternoscirta cinctifemur (Walker).

Lower Palnis: Perumalmalai, mittlere Stufe, 1770-1980 m., 21. IV.

Morphacris fasciata sulcata (Thurnberg).

Ebene: Süd von Pollachi, 26. II.

Acrotylus humbertianus Saussure.

Ebene: Pollachi, 250 m., 20. II; Coimbatore, 400 m., 18. II. — Plateau von Mysore: Masinigudi, Gras mit Busch, 29. I; Mudumalai, 1000 m., 5. II.

Trilophidia aspera (Walker).

Nilgiris: Conoor, Heideland, 21. XII; ebenda, 1800 m., 18-23. XII; Heide N.W. von Conoor, 21. XII; Hill-Grove Estate, Laub, 1200 m., 22. XII. — Lower Palnis: Maryland, 1550 m., 10. IV.; ebenda, Westhang, 1550 m., 19. IV.

Trilophidia annulata (Thunberg).

Plateau von Mysore: Masinigudi, Gras im Busch, 1. II. — Anaimalais: Valparai, Grashügel, 1240 m., 5. III.

Unterfamilie Pyrgomorphinae.

Chrotogonus sp. sp.

Ich halte es für ganz hoffnungslos, die richtigen Namen für die Arten dieser Gattung zu finden, da alle Arten ganz ungenügend beschrieben sind und die einzige Bestimmungstabelle (von I. Bolivar, 1904) auf augenscheinlich unzuverlässige Merkmale gegründet ist. Man muss zuerst eine Revision der Gattung unternehmen und alle Arten wieder beschreiben.

Atractomorpha crenulata (Fabricius).

Ebene: Coimbatore, 300 m., 12. XII; ebenda, 18. II; Pollachi, 250 m., 21. II. — *Nilgiris:* Conoor, Coffe-Estate, 1750 m., 27. XII. — Plateau von Mysore: Masinigudi, 30. I, 1. II; Mudumalai, Hochgras, 1000 m., 3. II; Gudalur-River, 12. II. — Anaimalais: Valparai, trockener Hang beim Bungalow, 1100 m., 4. III; ebenda, Coffee-Estate, 4. III. — Lower Palnis: Maryland, 1550 m., 19. IV. — Upper Palnis: Pumbarai, Grasland, 1800 m., 27. III.

Zarytes squalina (I. Bolivar) ?

Upper Palnis: Pumbarai, Grasland, 1800 m., 27. III; Grasland bei Kukkal, 1800-2000 m., 4. IV; Mariyanshola, 2300 m., 11.-14. IV.

Zarytes sp. n.

Ebene: Pollachi, 21. II.

Es ist mir nicht möglich zu entscheiden, welche von zwei mir vorliegenden Arten die echte *Z. squalina* ist, da die Originalbeschreibung nicht ausführlich genug ist; die Art aus den Palnis scheint der Beschreibung ähnlicher als die andere; es wäre aber unvorsichtig, die letztere als neu zu bezeichnen, ohne die Type von *Z. squalina* zu untersuchen.

Pyrgomorpha bispinosa (Walker).

Ebene: Coimbatore, 12.-18. II; Pollachi, 21. II.

Orthacris fusiformis I. Bolivar.

Nilgiris: Conoor, Tigerground, 1780 m., 29. xii; Südhalde N. W. von Conoor, 1800 m., 21. xii; Hill-Grove, 22. xii.
Beschrieben von Conoor und Hallakari in den Nilgiris.

Orthacris ruficornis I. Bolivar.

Upper Palnis: Mariyanshola, 2360 m., 11.-14. iv.
Beschrieben von Kodaikanal, in den Upper Palnis.

Orthacris palnensis, sp. n.

Lower Palnis: Tandikudi, 1500 m., 25. iv 1927, 1 ♂ (Type); Perumalmalai, mittlere Stufe, 1770-1980 m., 21. iv 1927, 1 ♂ (Paratype).

♂. Schlank. Fühler lang, bis zur Basis der Hinterschenkel reichend; deren mittlere Glieder fast dreimal länger als breit. Fastigium deutlich länger als breit, nach vorn verengt, an der Spitze gerundet; Seitenränder gerade. Gesicht sehr schräg, grob runzelig punktiert. Stirnschwiele ihrer ganzen Länge nach gefurcht, in der Seitenansicht zwischen den Fühlern etwas rundlich vorspringend. Augen sehr stark vorragend.

Pronotum grob zerstreut punktiert, mit zwei sehr deutlichen Querfurchen. Seitenlappen ungefähr zweimal so lang als hoch; Vorderrand gerade, sehr schief; Vorderecke stumpf; Unterrand mässig sinuiert; Hinterecke fast rechteckig, gerundet. Mesonotum und Metanotum zerstreut punktiert; Pleuren dichter punktiert.

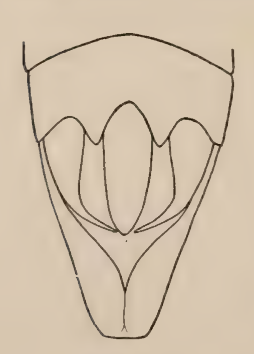


Fig. 1.
Orthacris palnensis n.sp. ♂.
Ende des Abdomens, von oben.

Mesosternallappen fast zweimal so lang als breit, durch einen engen Zwischenraum getrennt. Metasternalzwischenraum in der Mitte sehr verengt, die Lappen aber doch nicht aneinander stossend.

Abdominales Tympanum fehlt.

Letzter Tergit mit zwei ziemlich langen, am Ende stark verjüngten Lappen, die durch einen ebenso breiten Zwischenraum getrennt sind. Supraanalplatte lanzettförmig, schmal,

parallelrandig, an der Spitze gerundet. Cerci ungefähr so lang wie die Supraanalplatte, stark rund einwärts gebogen, zur Spitze verjüngt. Subgenitalplatte gross, von oben gesehen an der Spitze rundlich abgestutzt; Hinterrand von der Seite gesehen gerade.

Hinterschienen ohne äusseren Apikaldorn.

Grünlich-braun, Beine grün. Wangen sepia-braun, mit einem elfenbein-gelben Subocularstreifen, der auch die Augen von unten begrenzt. Ein schwärzlich-olivengrüner lateraler Streifen beginnt hinter den Augen, nimmt die zwei oberen Drittel der Pronotumseitenlappen ein und verschwindet allmählich am Abdomen. Unteres Drittel der Pronotumlappen siegellack-rot, der Unterrand elfenbein-gelblich. Pleuren mit ziemlich breitem, eflenbein-gelblichem Streifen unter dem dunklen Streifen und rötlich oberhalb desselben. Fühler bräunlich, deren Glieder mit helleren Spitzen.

Totallänge: ♂ 17; Pronotum: ♂ 2,5; Hinterschenkel: ♂ 8,5 mm.

Orthacris escheri, sp. n.

Upper Palnis: Vandaravu, 2300 m., 5. IV 1927, 2 ♂, 1 ♀.

♂. Schlank. Fühler bis zum Hinterrand des ersten Tergites reichend; deren mittlere Glieder ungefähr anderthalbmal so lang als breit. Fastigium deutlich länger als breit, nach vorn schwach verengt, an der Spitze gerundet; Seitenränder schwach konkav. Gesicht sehr schräg, grob runzelig punktiert. Stirnschwiele gefurcht, in der Seitenansicht zwischen den Fühlern sehr schwach vorspringend. Augen mässig vorragend.

Pronotum nicht grob und zerstreut punktiert, die zwei Querfurchen sehr deutlich. Hinterrand sehr stumpf ausgebuchtet. Seitenlappen ungefähr anderthalbmal so lang als hoch; Vorderrand mässig schief, etwas konvex; Vorderecke stumpf, gerundet; Unterrand schwach sinuiert; Hinterecke fast rechtwinklig, breit gerundet. Meso- und Metanotum zerstreut punktiert; Pleuren gröber punktiert.

Mesosternallappen fast zweimal so lang als breit; deren Zwischenraum fast parallelseitig, ein Drittel so breit als ein Lappen. Metasternalzwischenraum in der Mitte sehr stark verengt, die Lappen aber nicht aneinander stossend.

Abdominales Tympanum fehlt.

Letzter Tergit mit zwei ziemlich langen, dreieckigen Lappen,

deren Zwischenraum enger als einer der Lappen ist. Supraanalplatte lanzett-förmig, schmal, apikalwärts verengt, am Ende zugespitzt. Cerci länger als die Platte, seitlich zusammengedrückt, einwärts gebogen, mit abwärts gebogenen Spitzen. Subgenitalplatte von oben gesehen zur eng gerundeten Spitze stark verengt; Hinterrand von der Seite gesehen leicht konkav.

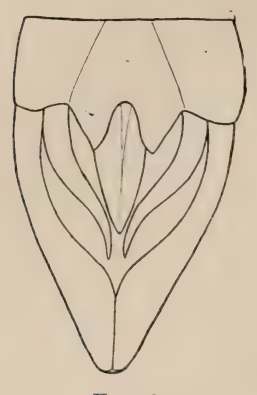


Fig. 2.
Orthacris escheri n.sp. ♂.
Ende des Abdomens, von oben.

Hinterschienen ohne äusseren Apikaldorn.

Färbung wie in *O. palnensis*; nur sind die Seitenstreifen viel lichter, und die Fühler rötlich.

Totallänge: ♂ 16, ♀ 24; Pronotum: ♂ 3, ♀ 4 mm; Hinterschenkel: ♂ 7 mm,5, ♀ (fehlen).

Eine durch ihre Genitalien sehr merkwürdige Art.

Orthacris nilgirensis, sp. n.

Nilgiris: Hill-Grove, 1200-1500 m., 22. XII 1927, 4 ♂, die Type inbegriffen, 4 ♀; Mudumalai, Insel mit grünen Stauden im Flusse, 1000 m., 1 ♂; am Pykara, 10. II 1927, 1 ♂.

♂. Ziemlich gross und sehr schlank. Fühler lang, bis zur Basis der Hinterschenkel reichend; deren mittlere Glieder ungefähr zweimal so lang als breit. Fastigium wenig länger als breit, vorwärts stark verengt, parabolisch. Gesicht sehr schief, grob runzelig punktiert. Stirnschwiele gefurcht, in der Seitenansicht schwach konkav, zwischen den Fühlern etwas vorspringend. Augen lang, stark hervorragend.

Pronotum oben dicht und grob punktiert; zwei Querfurchen deutlich, obwohl eng; Hinterrand des Discus sehr schwach ausgebuchtet. Seitenlappen mehr als zweimal so lang als hoch, sehr grob punktiert, doch mit einigen glatten Flecken; Vorderrand sehr schief, konvex; Vorderecke sehr stumpf, breit gerundet; Unterrand sehr schwach sinuiert; Hinterecke stumpf, gerundet. Meso- und Metanotum grob punktiert; Pleuren sehr grob runzelig punktiert.

Mesosternallappen mehr als zweimal so lang als breit, durch einen sehr schmalen, in der Mitte verengten Zwischenraum getrennt. Metasternalzwischenraum in der Mitte stark verengt, die Lappen aber deutlich getrennt.

Abdominales Tympanum fehlt.

Letzter Tergit mit zwei kurzen, breit getrennten Lappen versehen. Supraanalplatte lanzett-förmig, rückwärts verengt, am Ende spitz-parabolisch; Oberfläche schwach dachförmig. Cerci ein wenig länger als die Platte, endwärts deutlich verengt und ziemlich stark einwärts gebogen. Subgenitalplatte gross, am Ende schwach abgestutzt; von der Seite gesehen ist ihr Hinterrand schwach konkav.

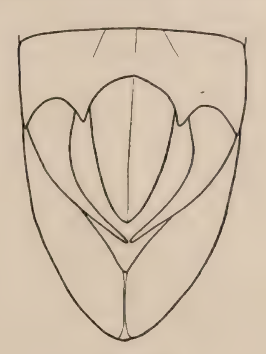


FIG. 3.
Orthacris nilgirensis n.sp. ♂.
Ende des Abdomens, von oben.

Hinterschienen ohne äusseren Apicaldorn.

Grünlich-braun, Beine oliven-grün. Fühler bräunlich, mit lichteren Spitzen der Glieder. Gesicht und Wangen dunkel oliven-braun; ein breiter, etwas unterbrochener subokularer Streifen, ein Punkt nahe dem Auge und einige kleinere Punkte am Unterrande der Wangen elfenbein-weiss. Der schwärzliche Seitenstreif ist oberseits am Pronotum ziemlich deutlich, am Mesonotum, Metanotum und Abdomen sehr scharf durch eine schmale gelbliche Linie abgegrenzt; im Streifen sind einige weissliche Körnchen vorhanden. Das unterste Drittel der Pronotumseitenlappen siegellackrot, der Unterrand elfenbein-gelblich.

Totallänge: ♂ 21, ♀ 27; Pronotum: ♂ 4, ♀ 5; Hinterschenkel: ♂ 10, ♀ 11 mm.

Orthacris carli, sp. n.

Ebene: Pollachi, 200 m., 20. II 1927, 2 ♂, 1 ♀.

♂. Relativ klein, nicht schlank. Fühler etwas abgeplattet, kurz, bis zur Mitte des ersten Tergites reichend; deren Mittelglieder nicht zweimal so lang als breit. Fastigium deutlich länger als breit, nach vorn schwach verengt, an der Spitze breit gerundet; die Ränder gerade. Gesicht schräg, grob gerunzelt und punktiert.

Stirnschwiele gefurcht, in der Seitenansicht etwas konkav, zwischen den Fühlern sehr wenig vorragend. Augen stark vorragend.

Pronotum grob, aber nicht tief punktiert, mit zwei deutlichen Querfurchen. Hinterrand des Diskus fast gerade. Seitenlappen nicht zweimal so lang als hoch; Vorderrand mässig schief; Vorderecke sehr stumpf, kaum gerundet; Unterrand sehr deutlich sinuiert; Hinterecke stumpf, gerundet; Oberfläche mit zerstreuten sehr groben Punkten. Meso- und Metanotum mit grossen, aber nicht tiefen, zerstreuten Punkten; Pleuren dicht und grob punktiert.

Mesosternallappen ungefähr zweimal so lang als breit, deren Zwischenraum ist drei Mal schmäler als ein Lappen und in der Mitte etwas verengt. Metasternallappen in der Mitte fast aneinanderstossend.

Letzter Tergit mit sehr kurzen und stumpfen Lappen, die sehr breit getrennt sind. Supraanalplatte breit lanzett-förmig, rückwärts etwas verengt, an der Spitze gerundet. Cerci etwas länger als die Supraanalplatte, seitlich zusammengedrückt, einwärts und abwärts gebogen, zur Spitze verengt, die Spitze schief abgeschnitten. Subgenitalplatte am Ende gerundet; ihr Hinterrand in der Seitenansicht S-förmig.

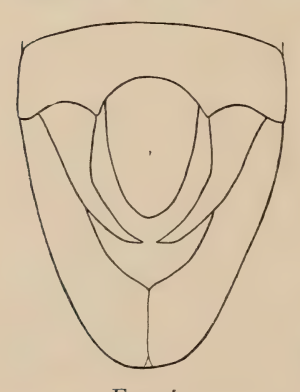


Fig. 4.
Orthacris carli n.sp. ♂.
Ende des Abdomens, von oben.

Hinterschienen ohne äusseren Apicaldorn.

Licht grünlich-gelb; Beine olivengrün; Hinterschenkel mit einer gelblichen Linie längst dem unteren Kiele der Aussenseite. Fühler grünlich-grau. Wangen licht olivenbraun, mit einem breiten Streifen, einem Punkt hinter dem Auge und einem ganz kleinen Punkt nahe dem Clypeus gelblich. Seitenstreifen des Pronotums und Abdomens olivenbraun, oben durch eine nicht scharfe gelbliche Linie begrenzt; der untere gelbliche Streifen ist ziemlich breit; am Pronotumseitenlappen mit zwei verwischten rötlichen Flecken.

Totallänge: ♂ 18, ♀ 22; Pronotum: ♂ 3, ♀ 4; Hinterschenkel: ♂ 7,5, ♀ 9 mm.

Die Cerci dieser Art sind sehr auffallend.

Orthacris spp.

Upper Palnis: Mariyanshola, 2300 m., 11.-14. IV, 1 ♀. — Anaimalais: Grashügel südlich von Valparai, 1230 m., 3. III, 1 ♀.

Diese zwei Weibchen gehören zu zwei verschiedenen Arten, mit keiner der vorgehenden identisch und möglicherweise unbeschrieben; man darf aber keine Art dieser Gattung ohne Männchen beschreiben.

Unterfamilie CATANTOPINAE.

Gesonia sp.

Plateau von Mysore: Gudalur, Busch, II 1927, 1 ♀.

Man kann die Arten dieser Gattung zur Zeit nicht mit Sicherheit bestimmen.

Oxya nitidula (Walker).

Ebene: 6 Meilen südlich von Pollachi, 26. II.

Oxya rufostriata Willemse.

Nilgiris: Conoor, Coffe-Estate, Sumpf, 27. III. — Plateau von Mysore: Masinigudi, Stauden am Bach, 1. II; Sumpfwiese westlich von Mudumalai, 6. II. — Lower Palnis: Maryland, Westhang über den Paddyfeldern, 1550 m., 19. IV.

Chitaura (?) *indica*, sp. n.

Plateau von Mysore: Coorg, Sidapur, 3000 ft., 5. IV 1917, 1 ♂ (Type); ebenda, III 1917, 1 ♂; 13.-17. IV 1917, 3 ♂, 1 ♀ (Y. R. RAO coll.); ebenda, 13. III-31. X 1917, 3 ♂, 5 ♀ (T. R. N. coll.); Coorg, Hallery, 1. II 1924, 1 ♂ (FLETCHER coll.); Wynaad, Chanthantnod, 19. XI 1917, 2 ♂ (Y.R. RAO coll.); ebenda (Santhanafnod), 2500 ft., 7. X 1917, 2 ♂, 2 ♀ (RAMAKRISHNA coll.); Wynaad, Gudalur, 4000 ft., 14. XII 1922, 1 ♀ (FLETCHER coll.); ebenda, 3000 ft.,

12.-20. IX 1917, 2 ♂, 1 ♀ (NAGNATU coll.); Wynaad, Momantoddy, 2500 ft., 17. XI 1917, 1 ♂; Adderley, 28. IX 1921, 1 ♂ (SUSAINATUAN coll.); Kallar, 2500 ft., 5. X 1921, 1 ♂ (SUSAINATUAN coll.); Burliar, 4. V 1921, 1 ♂ (Y. R. RAO coll.); Mudumalai, 1000 m., Flussinsel mit grünen Stauden, 8.-9. II 1927, 1 ♂, 1 ♀ (CARL u. ESCHER). — Anaimalais: Attakatti, Busch mit Stauden, 22. II 1927, 1 ♂, 1 ♀ (CARL u. ESCHER); Valparai, Staudentälchen im Naduar-Estate, 1300 m. 9. III 1927, 1 ♀ (CARL u. ESCHER); Mount Stuart, 9. XII 1917 (Y. R. RAO coll.).

♂ (Type). Fühler ziemlich dick, länger als Kopf und Pronotum zusammen. Gesicht sehr schräg, grob punktiert. Stirnschwiele tief gefurcht, in Seitenansicht oberhalb des Ocellum etwas konvex, am Ocellum ein wenig eingedrückt. Fastigium fast horizontal, mit der Stirne eine scharfe Ecke bildend, quer, rundlich, mit kaum merklichem Mittelkiel. Vertex zwischen den Augen kaum breiter als die Stirnschwiele. Augen sehr gross, vorragend.

Pronotum enger als der Kopf, gerundet, in der Mitte etwas verengt. Oberfläche sehr grob punktiert. Mittelkiel nur durch eine glättere Linie angedeutet; Seitenkiele fehlen. Querfurchen sehr deutlich. Metazona kürzer als ein Drittel des Pronotums. Hinterrand in der Mitte stumpfeckig ausgeschnitten. Seitenlappen grob punktiert, länger als hoch; Unterrand vorn sinuiert, aufsteigend. Prosternalzapfen quer plattgedrückt, am Ende stark erweitert, mit drei sehr stumpfen Zähnen. Mesosternallappen quadratisch; deren Zwischenraum fast so breit als ein Lappen. Metasternallappen aneinanderstossend. Ganze Brustplatte punktiert.

Elytren bis zum Ende des ersten Tergites reichend, apikalwärts erweitert; Hinterrand gerade, Vorderrand gerundet, Apex breitrund.

Metanotum und Tergite des Abdomens grob punktiert. Letzter Tergit tief ausgeschnitten; hintere Seitenränder sinuiert. Supraanalplatte spitz-dreieckig, deutlich länger als an der Basis breit; Oberfläche in der Mitte seicht gefurcht. Cerci etwas länger als die Supraanalplatte, dick, etwas nach aussen gebogen, am Ende zugespitzt. Subgenitalplatte klein, stumpf-konisch.

Hinterschenkel lang, an der Basis wenig erweitert, aber deutlich verdickt; Knielappen spitzig. Hinterschienen etwas gekrümmt; Ränder nahe der Spitze scharf, aber kaum erweitert; Innenrand mit 9 Dornen und einem grossen Apikaldorn; Aussenrand mit 7

Dornen und einem kleinen Apikaldorn, der ganz nahe dem Sporne liegt und darum kaum wahrnehmbar ist. Apikalglied der Hintertarsen nicht kürzer als beide anderen Glieder zusammen.

Der ganze Leib und die Beine mit langen abstehenden Haaren bedeckt, die besonders dicht an der Unterseite des Abdomens stehen.

Gesamtfarbe bräunlich, mit schwarzen und strohgelben Längsstreifen. Fühler schmutzig-gelb, am Ende bräunlich. Gesicht zwischen den Seitenkielen Chokolade-braun, aussen von den Kielen strohgelb. Oberseite des Kopfes und Pronotums mit einem breiten braunen Mittelstreif, der zwischen zwei engen strohgelben Streifen eingeschlossen ist. Ein breiter glänzend-schwarzer Seitenstreif beginnt hinter den Augen und geht über die obere Hälfte der Pronotumlappen, die Elytren (ausser dem gelblichen Hinterrande) und das Abdomen. Wangen und untere Hälfte der Pronotumlappen strohgelb, unten schmal schwarz. Hinterschenkel strohgelb, nur die Unterseite jenseits der Mitte etwas rötlich; Aussen- und Innenseite mit zwei schwärzlichen Binden; Knie schwarz, oben bräunlich. Hinterschienen braun, mit einem strohgelben Ring nahe der Basis.

♀ (Paratype). Fühler kürzer als Kopf und Pronotum zusammen. Fastigium sehr quer, gerundet. Vertex zwischen den Augen deutlich breiter als die Stirnschwiele. Mesosternallappen quer; deren Zwischenraum deutlich schmäler als ein Lappen. Metasternallappen getrennt. Subgenitalplatte hinten spitzeckig hervorragend, die Spitze selbst gerundet. Legescheide mit kurzen, spitzigen Zähnen.

Totallänge: ♂ 13, ♀ 19; Pronotum: ♂ 3, ♀ 4; Elytren: ♂ 2, ♀ 3; Hinterschenkel: ♂ 8,5, ♀ 11 mm.

Die Type und mehrere Paratypen sind im British Museum, andere Paratypen im Museum Genf, im Agricultural Research Institute in Pusa, und in der Sammlung des Government Entomologist in Coimbatore.

Ich bin nicht ganz sicher, ob diese unzweifelhaft neue Art wirklich zur Gattung *Chitaura* I. Bol. gehört, da ich keine Art dieser Gattung aus der Anschauung kenne. Alle Merkmale meiner Art sind aber mit der Diagnose der Gattung in Uebereinstimmung; nur gibt Bolivar an, dass *Chitaura* keinen Enddorn an der Aussenseite der Hinterschienen hat; bei *indica* gibt es jedoch einen solchen Dorn, obwohl klein und schwer bemerkbar. Ich halte es für verfehlt, eine neue Gattung auf dieses einzige Merkmal zu gründen.

„Die Art scheint recht gemein zu sein, aber nur in mittleren Höhen. Sie bewohnt schattige, feuchte Tälchen, mit grüner Staudenvegetation“ [Carl in litt.].

Pillolum kirbyi I. Bolivar.

Nilgiris: Conoor, 1650-1850 m., 23. xii; Bangitappali, Grashügel, 2300 m., 20. i.

Castetsia dispar I. Bolivar.

Nilgiris: Avalanche, 2100 m., Waldlichtung, 18. i; Avalanche-Bangitappali, 19. i; Bangitappali, 19. i. — Anaimalais: Tanakamalai, vom Walde bis zum Gipfel, 2200-2514 m., 6. u. 10. iii. — Lower Palnis: Perumalmalai, obere Stufe, 1980-2235 m., 21. iv. — Upper Palnis: Vandaravu, Grasland, 2370 m., 6.-7. iv; Mariyanshola, 13.-14. iv.

„Zusammen mit *Euprepocnemides pictipes* Bol., und in den Anaimalais auch mit *Carlia carinata* n. sp., bildet diese Art die artenarme, aber äusserst charakteristische Acridier-Fauna der über das allgemeine Niveau der Plateaus emporragenden begrasten Kuppen und Bergrücken, wo sie bis zu den Gipfeln hinaufsteigt und massenhaft auftritt. Ihre untere lokale Grenze dürfte bei 2000 m. liegen“ [Carl in litt.].

Spathosternum prasiniferum (Walker).

Ebene: Pollachi und 6 Meilen südlich davon, 20. ii. — Nilgiris: Conoor, 29. ii; Avalanche, Lichtung mit hartem Gras, 2000 m., 18. i. — Plateau von Mysore: Masinigudi, hohes Gras im Busch, 1. ii; Mudumalai, 4.-5. ii; Gudalur, Busch, ii. — Anaimalais: Valparai, trockener Talboden, 4. iii. — Lower Palnis: Maryland, Westhang, 19. iv; Tandikudi, iv. — Upper Palnis: Pumbarai, Grasland, 28. iii; trockener Hügel bei Kukkal, um 1950 m., 3. iv.

Spathosternum abbreviatum, sp. n.

Nilgiris: Snowdon Peak, 4. i, 8000 ft., in Gras, 6. ix 1917, 1 ♂ (Type), 3 ♀; ebenda, 8300 ft., 2. x 1921, 2 ♀ (Y. R. Rao);

ebenda, 2. x 1921, 2 ♀ (P. S. NATHAN); Elkhill, 2. IX 1917, 2 ♂, 3 ♀ (Y. R. RAO); Dodabetta, 8660 ft., in Gras, 7. IX 1917, 1 ♀ (Y. R. RAO); Ootacamund, 7300 ft., 2. x 1921, 1 ♀ (Y. R. RAO); ebenda, Somerdale, v 1910, 1 ♂ (E. E. GREEN); Avalanche, 2000 m., Waldlichtung, 18. I 1927, 1 ♂ (CARL u. ESCHER). — Lower Palnis: Maryland, Westhang, 1550 m., 19. III 1927, 1 ♀; Perumalmalai, mittlere Stufe, 1770-1980 m., 21. IV 1927, 1 ♂, 2 ♀ (CARL u. ESCHER).

Von *S. prasiniferum* durch abgekürzte Elytren, kürzeres Pronotum, kürzere Fühler, schrägere Stirn und kürzere Hinterschenkel sehr deutlich verschieden.

♂ (Type). Fühler nur bis zur Mitte des Pronotums reichend, dick, distalwärts abgeplattet und erweitert; alle Glieder quer, sehr grob und dicht punktiert. Gesicht sehr schräg, zerstreut punktiert. Stirnschwiele oben allmählich verengt; die Furche dreieckig im Querschnitte; die Ränder dick. Seitenkiele des Gesichts unten sinuiert. Augen sehr schräg gestellt; Vorderrand etwas konkav. Fastigium wenig hervorragend, etwas kürzer als breit, gerundet.

Pronotum relativ kurz. Oberfläche sehr grob punktiert, kaum gewölbt, mit den Seitenlappen deutliche, obwohl gerundete Kanten bildend. Querfurchen ziemlich deutlich; die hintere Furche deutlich hinter der Mitte gelegen. Mittelkiel niedrig, dick, glatt. Seitenkiele gerundet, fast gerade und parallel. Hinterrand breit gerundet. Seitenlappen etwas länger als hoch; Unterrand etwas hinter der Mitte stumpfeckig gebogen, die Ecke aber gerundet.

Prosternalzapfen plattgedrückt, am Ende erweitert. Mesosternallappen deutlich quer; deren Zwischenraum in der Mitte kaum verengt, fast so breit als ein Lappe lang ist. Metasternallappen aneinanderstossend, die Naht aber kurz.

Elytren bis zur Mitte der Hinterschenkel reichend, am Ende zugespitzt. Flügel kürzer als die Elytren.

Hinterschenkel kurz und dick.

Gesamtfarbe braun, mit einer schwarzen Längsbinde an den Seiten.

♀ (Paratype). Fühler kaum hinter den Kopf reichend. Zwischenraum des Mesosternums quadratisch; Metasternallappen durch eine kurze Naht verbunden. Gesamtfarbe grün, mit schwarzer Seitenbinde.

Totallänge: ♂ 11,5, ♀ 15; Pronotum: ♂ 3, ♀ 3,5; Elytren: ♂ 4,5, ♀ 5; Hinterschenkel: ♂ 7, ♀ 8 mm.

Type im British Museum; Paratypen in Genf, Pusa und Coimbatore.

Spathosternum medium, sp. n.

Plateau von Mysore: Masinigudi, 900-1000 m., trockener Busch, 29. I 1927, 1 ♂, 1 ♀.

Kleiner als die beiden vorhergehenden Arten und in der Entwicklung der Elytren eine mittlere Stellung einnehmend; die Fühler noch kürzer als bei *S. abbreviatum.*

♂ (Type). Fühler die Mitte des Pronotums nicht erreichend, gegen die Spitze deutlich verdickt; alle Glieder quer, sehr grob und dicht punktiert. Gesicht mässig schief, mit kleinen zerstreuten Punkten. Stirnschwiele oben ziemlich plötzlich verengt, sonst parallel-randig, die Ränder dick. Seitenkiele des Gesichts unten sinuiert. Augen mässig schräg gestellt; Vorderrand etwas konvex. Fastigium deutlich kürzer als breit, gerundet.

Pronotum sehr kurz. Oberfläche grob, aber nicht sehr deutlich punktiert, etwas gerundet, in die Seitenlappen rundlich übergehend. Nur die letzte Querfurche deutlich, obwohl sehr schwach, die anderen verwischt. Mittelkiel niedrig, dick, glatt. Seitenkiele sehr breit und niedrig, fast gerade, hinten schwach divergierend. Hinterrand gerundet. Seitenlappen etwas höher als lang; Unterrand hinter der Mitte rundlich gebogen.

Prosternalzapfen stark plattgedrückt, am Ende erweitert und gerade abgestutzt. Mesosternallappen deutlich quer; deren Zwischenraum vorn verengt, deutlich enger als ein Lappen lang ist. Metasternallappen durch eine lange Naht verbunden.

Elytren bis zur Supraanalplatte reichend. Flügel entwickelt.

Hinterschenkel sehr kurz und dick.

Farbe und Zeichnung wie in *S. abbreviatum.*

♀ (Paratype). Fühler das Pronotum kaum erreichend. Zwischenraum des Mesosternums etwas länger als breit; Metasternalnaht ziemlich lang. Elytren wie beim Männchen.

Totallänge: ♂ 10, ♀ 13; Pronotum: ♂ 2,5, ♀ 3; Elytren: ♂ 6, ♀ 7; Hinterschenkel: ♂ 5,5, ♀ 7 mm.

In Bezug auf die Entwicklung der Elytren und Flügel steht diese

hübsche Art dem *S. prasiniferum* Wlk. näher als dem *S. abbreviatum*; die Fühler sind aber noch kürzer als bei der letzt genannten Art und fast keulenförmig. Die Hinterschenkel sind auch nicht schlank, wie in *S. prasiniferum*, sondern noch kürzer und dicker als in *S. abbreviatum*.

Tristria pulvinata (Uvarov).

1921. *Tapinophyma pulvinata.* Uvarov, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, VII, p. 497.

Plateau von Mysore: Masinigudi, 900-1000 m., hohes Buschgras, 31. I; Mudumalai, 1000 m., 4.-8. II.

Ich habe diese Art als die Type einer eigenen Gattung, *Tapinophyma*, angesehen; später aber fand ich, dass sie zu der Gattung *Tristria* Stal gehört; demgemäss ist *Tapinophyma* Uv. als Synonym von *Tristria* St. anzusehen. Die Gattung *Tristria* begreift sonst nur eine asiatische Art, nämlich *T. lacerta* St., aus China. Meine Art steht der *T. lacerta*, nach einem Vergleich der Typen, sehr nahe, unterscheidet sich aber davon durch folgende Merkmale:

Grösser. Gesicht in der Seitenansicht deutlich konvex (gerade in *T. lacerta*); Fastigium deutlich quer und sehr breit gerundet. Pronotumoberfläche weniger grob punktiert, mit deutlichen Längslinien nahe dem Vorder- und Hinterrande; aufsteigender Teil des Unterrandes der Seitenlappen konkav (gerade in *T. lacerta*).

Dies sind die Unterschiede zwischen den Weibchen beider Arten; man kann hoffen noch bessere Merkmale zur Unterscheidung der Männchen zu finden; das Männchen von *T. lacerta* St. ist noch nicht beschrieben.

Oxyrrhepes extensa (Walker).

Plateau von Mysore: Masinigudi, hohes Buschgras, 31. I. — Anaimalais: Attakatti, 28. II.

Leptacris sp.

Lower Palnis: Maryland, Westhang, frisches Grün, 12. IV.

Die einzige junge Larve kann man nicht specifisch bestimmen; vielleicht ist es *L. filiformis* Walker.

Tylotropidius varicornis (Walker).

Nilgiris: Drug-Estate bei Conoor, ca. 1800 m., 20. XII. — Plateau von Mysore: Masinigudi, Gras im Busch, 1. II; Mudumalai, Busch, 9. II. — Anaimalais: Ibex-Hill bei Attakatti, Grasweide, 26. II; Tanakamalai, untere Grasstufe, bis gegen 2250 m., 10. III; Grashügel südlich von Valparai, 1240 m., 5. III. — Upper Palnis: Pumbarai, Grasland; Kavunje-Vandaravu, 1900-2100 m., 5. IV; Beryam, 15. IV.

Euprepocnemis alacris (Serville).

Anaimalais: Valparai, trockener Talboden, 4. III.

Euprepocnemides pictipes (I. Bolivar).

Nilgiris: Avalanche, Waldlichtung mit hohem Gras, 2000 m., 18. I; Avalanche-Bangitappali, 18.-19. I; Bangitappali-Arabetta, 2300-2464 m., 20. I; Elk-Hill, warme Halde unter dem Gipfel, 14. I. — Anaimalais: Tanakamalai, obere Grasstufe, 2250-2514 m., 10. III. — Upper Palnis: Vandaravu, Gras, 7. IV; Mariyanshola, 11.-14. IV.

„Am Tanakamalai, im März, waren alle Tiere ausgewachsen und die meisten in Copula; in den Nilgiris dagegen fanden sich im Januar sehr verschiedene Altersstufen vor und eine Copula wurde nicht beobachtet; es herrscht somit eine gewisse Periodizität im Jahrescyclus der Art. *E. pictipes* ist noch in strengerem Sinn als *Castetsia dispar* ein Bewohner der höchsten Grasfluren. Seine untere Grenze fällt ziemlich scharf mit der oberen Grenze von *Tylotropidius varicornis* zusammen, für welchen er im Nebel- und Windhorizont vicarierend auftritt“ [Carl in litt.].

Acorypha liturifer (Walker).

Ebene: Pollachi, 20. II.

Catantops humilis (Serville).

Plateau von Mysore: Masinigudi, hohes Gras im trockenen Busch, 1. II.

Catantops innotabile (Walker).

Ebene: Coimbatore, 8. II; Pollachi, 20. II. — Anaimalais: Kokumalai, bei Attakatti, 3. III.

Coptacrella martini I. Bolivar.

Upper Palnis: Trockener Hügel bei Kukkal, 3. IV, 1 ♀.

Coptacra punctaria (Walker).

1870. *Acridium punctarium.* WALKER, Cat. Derm. Salt. Brit. Mus., IV, p. 630.
1914. *Bibractoides punctoria* (sic!). KIRBY, Fauna Brit. India, Acridiidae, p. 236.

Nilgiris: Conoor, trocken, 29. XII.

KIRBY hat eine besondere Gattung, *Bibractoides*, für diese Art gegründet; sie ist aber eine echte *Coptacra*, und *Bibractoides* Kirby muss als ein Synonym von *Coptacra* St. angesehen werden.

Zwei Weibchen von Mudumalai sind etwas kleiner und nicht mit Sicherheit zu bestimmen.

Coptacra ensifera I. Bolivar ?

Plateau von Mysore: Masinigudi, Busch, 27. I, 1. II. — Anaimalais: Valparai, 9. III.

Eucoptacra saturata (Walker).

Plateau von Mysore: Mudumalai, Busch, 5. II.

Ich halte es für unbewiesen, dass diese Art mit *Eucoptacra praemorsa* St., aus China, identisch ist.

Pelecinotus brachypterus I. Bolivar.

Upper Palnis: Kodaikanal, 15. IV; Vandaravu, 10. IV; Kavunje-Vandaravu, 5. IV. — Lower Palnis: Maryland, 11.-15. IV.

Bibracte (?) *rugulosa* I. Bolivar.

Nilgiris: Conoor, Drug-Estate, 1700 m., 20. XII, 1 ♀.

Das Exemplar ist etwas grösser als die beschriebene Type, und die Pronotumseitenlappen sind in der Oberhälfte glänzend braun. Es ist nicht unmöglich, dass es sich um eine andere Art handelt; die Type von *rugulosa* ist aber verloren und die Beschreibung nicht genügend.

Jedenfalls ist es klar, dass *rugulosa* nicht zu der Gattung *Bibracte* gehört; ich will aber nicht eine neue Gattung auf Grund eines Weibchens beschreiben.

Pachyacris violascens (Walk).

Anaimalais: Ibexhill, bei Attakatti, 1300 m., Gras zwischen Felsen, 1 ♂, 1 ♀.

Bisher in einem einzigen Exemplar vom indischen Festland (Mysore) bekannt. Beim ♀ von Attakatti sind die Elytren sehr schwach, beim ♂ fast gar nicht gefleckt. Es ist aber kein Grund vorhanden, die festländischen Tiere von den ceylonischen als geographische Form abzutrennen.

Pachyacris vinosa (Walk).

Plateau von Mysore: Masinigudi, 1000 m., Gras-Busch, 3 ♀.

Vom Bengal, Birma, Assam und China bekannt; zum ersten Mal aus Süd-Indien gemeldet.

Patanga succincta (L.).

Anaimalais: Tanakamalai, untere Grasstufe, bis ca. 2300 m., 10. III, 1 ♂, 1 ♀.

In der Ebene weitverbreitet, war diese Art jedoch bisher weder aus den West-Ghats noch sonst in so hohen Lagen verzeichnet.

Cyrtacanthacris tatarica (L.).

Nilgiris: Hill-Grove Estate, unterhalb Coonor, ca. 1600 m., 26. XII, 1 ♂, 1 ♀.

Chondracris rosea (De Geer) ssp. *brunneri* Uv.

Anaimalais: Grashügel südlich von Valparai, 1240 m., 10. III, 2 ♂, 2 ♀.

Die Elytren überragen die Hinterkniee nicht um ein Drittel, sondern nur um ein schwaches Viertel ihrer Länge, wie bei *C. rosea rosea* (De Geer).

Tome 36, nº 19. — Décembre 1929.

J. CARL and K. ESCHER

VOYAGE OF ZOOLOGICAL RESEARCH IN SOUTHERN INDIA (WINTER 1926-27)

Acrydiinae (Orthoptera, Acrididae) of Southern India.

by

Morgan HEBARD

Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

With 10 Text-Figures.

The material secured by Drs. J. CARL (Geneva) and K. ESCHER (Zurich) serves as the basis for the present study. This material was taken on their scientific expedition to southern India in 1926-1927. To this has been added the previously unreported series from that region belonging to the author.

We here record one hundred and thirty eight specimens. Twenty-six species and one geographic race are treated and three genera and five species are described as new.

We have made no attempt to consider the many other species known from this region, further than to discuss those which it was necessary to consider in making the present determinations and in establishing the synonymy involved. The task has been arduous and the Acrydiinae-fauna of India will require very thorough revision before the genera, species and races which there occur, are at all well understood.

In some genera there is still much uncertainty as to just how much individual variation occurs in certain species, particularly in some of the characters which have often been assumed to have high diagnostic value. Moreover it is still extremely difficult to determine in certain cases just what differences have the highest

significance from a generic point of view. A number of the large genera encountered are clearly polyphyletic and although it has been possible in some cases to recognize and describe generic units previously confused as members of such (*Eucriotettix*, *Systolotettix*, *Mitrariella*), in other cases exotic genotypes must be located and detailed generic revision must be accomplished before such can be done (*Mazarredia*, *Hedottettix*).

Although the Indian Acrydiinae have been extensively studied by Bolivar, Kirby and Hancock, the difficulties existing at the present day are much greater than one would expect to find. Not only are the earliest descriptions (particularly those of F. Walker) often extremely difficult to place, but those of the south Indian species described by Bolivar in 1902 often lack the diagnosis of parts so important that even the generic position is sometimes uncertain.

Kirby had unfortunately studied the Acrydiinae very little before his work on them was prepared for the Fauna of British India, which appeared in 1914. In consequence numerous errors occurred and the death of that author made necessary the completion and preparation for publication of that paper by one who had never studied Orthoptera.

Hancock's numerous papers might have been of great value, had that author not repeatedly mistaken differences of individual variation for valid specific characters. His keys are unfortunately of little value, in some cases being highly misleading.

In no case was it possible for these authors to make more than a very few comparisons with historic material nor do they appear to have given anything like adequate attention to the published work of the others. Although Bolivar in 1918 has corrected a number of Kirby's errors, little attempt to define better his own species was made, while scarcely anything has been done to revise Hancock's work. Without examination of historic material such is admittedly difficult in the extreme and were it not for the fact that the Hancock collection is now included in that of the author, much of the revisionary work in the present paper would have had to be omitted.

We wish to thank Dr. Carl most heartily for the opportunity of studying the collection of this interesting Subfamily secured on his expedition.

INSECTA.

ORTHOPTERA.

Family ACRIDIDAE.

Subfamily ACRYDIINAE.

Group *Cladonotae.*

Deltonotus subcucullatus subcucullatus (Walker).

KIRBY in 1910 placed *D. tectiformis* Hancock [1] 1904 as a synonym, explaining his reason for doing this in 1914.

Examination of the originally described series in the author's collection shows that *D. cristatus* Hancock [2] 1907 must also be synonymized. A clearly adult pair from Pundalu-oya, Ceylon, from that material, have the cephalic projection of the pronotum decidedly shorter than in the others, leaving exposed the distal portion of the head, and were placed provisionally by HANCOCK in 1907. In all other features very close agreement with the typical material of this race, then recorded as *tectiformis*, is shown and we are convinced that this difference is attributable to individual variation.

Deltonotus subcucullatus gibbiceps (Bolivar).

Locality: Gudalur, Nilgiris, 1100 m., II, 12, 1927, 1 ♀.

This specimen agrees very closely with typical *subcucullatus*, differing in the slightly wider frontal costa, broader projection of cephalic portion of pronotum, which in lateral aspect is broadly rounded instead of almost acute distad, and somewhat rougher lateral surfaces of pronotum with vein-like ridges more appreciable.

KIRBY gave only "black lateral spot on each side of pronotum" to distinguish this insect from *subcucullatus*, a feature we know to be individually present or absent in material of the same species, of the related genus *Diotarsus*. We are satisfied it can be given no diagnostic value in the present case.

[1] Single type here selected: ♀; Pundalu-oya, Ceylon, May 1903 (E.E.GREEN), [HEBARD Collection, Type No. 582].

[2] Single type here selected: ♀; Hantane, Ceylon, March 1903 (E.E.GREEN), [HEBARD Collection, Type No. 581.]

We believe that, as we have observed in several other species just enough difference between Ceylonese and south Indian material is shown to warrant recognition of geographic races, but certainly not of distinct species.

Bolivar described the pronotum as truncate caudad. In the series here discussed it varies individually from acute with lateral margins convex to rather broadly convex, but in none can it be said to be truncate.

Deltonotus humilis new species
(figures 1 and 2).

This insect is easily separated from the previously described forms of the genus by the smaller size and much less ample and more rugose pronotum, which shows the following additional differences. Entirely strongly tectate but medio-longitudinal

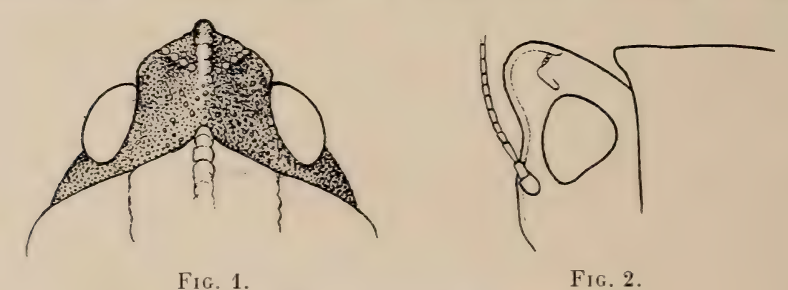


Fig. 1. Fig. 2.
Deltonotus humilis new species.

Fig. 1. Female. Type. Elkhill, Nilgiris. Dorsal view of head and cephalic margin of pronotum. (× 18)

Fig. 2. Female. Type. Elkhill, Nilgiris. Lateral outline of dorsal portion of head and dorso-cephalic portion of pronotum. (× 18)

dorsal portion much lower and narrowly lamellate; cephalic portion in dorsal aspect obtuse-angulate, briefly produced leaving almost all of dorsal surface of head exposed, in lateral aspect coming to an acute point but by no means as much produced as in any of the phases of *subcucullatus*; caudal portion leaving all of distal portion of abdomen exposed and in dorsal aspect broadly bilobate.

Type: ♀; Elkhill, Nilgiris, forest, in moss, 2350 m., January 1927 (Carl and Escher). [Geneva Museum.]

In addition to the important characters given above the following are diagnostic. Size small, form normal for the genus. Fastigium,

unlike in *D. subcucullatus* (Walker), produced; laterad straight, then rounding sharply into the broadly convex convergent lateral margins to the median carina, which is present only distad but is there heavy; dorsal surface moderately inflated, concave laterad; in profile produced and broadly rounded. Frontal costa strongly triangularly scutellate, as strongly as in *D. subcucullatus gibbiceps* (Bolivar). Antennae short and very slender, inserted just below the eyes. Vein-like rugae on sides of pronotum only suggested by a few short irregular rugae. Tegmina and wings absent. Cephalic and median femora with margins undulate, this strongest ventrad. Caudal metatarsus much longer than the combined length of the two succeeding joints; pulvilli low and not spined, second much longer than first and third much longer than second. Ovipositor valves deep.

Allotype: ♂; Valparai, Anaimalais. March 5, 1927 (Carl and Escher). [Geneva Museum.]

Agrees closely with female. Size smaller. Fastigium less inflated meso-distad.

General coloration mottled brown like dead leaves, individually ranging from vandyke brown to blackish brown. Sides of abdomen flecked with light brown. Infra-scapular area often mottled with light and dark brown. Caudal tibiae dark brown with pale annuli, the latter almost obliterated in the intensively colored allotype.

The measurements of the female type are followed by those of a topotypic female, bearing the same data, in the author's collection. Length of body ♂ 7.8, ♀ 9.4 and 9.2; length of pronotum ♂ 5.7, ♀ 6 and 5.9; width of pronotum at shoulders ♂ 2.7, ♀ 2.9 and 2.8; length of caudal femur ♂ 4.7, ♀ 4.7 and 4.7 mm.

Group *Scelimenae.*

Gavalidium carli new species (figures 3 and 4).

This handsome insect is nearest the Ceylonese *G. crocodilus* (Saussure), differing in its larger size and broader form, decidedly longer fastigial horns which project decidedly beyond the eyes, decidedly heavier projections on pronotum and caudal femora, the former decidedly more strongly lamellate and serrate at the shoulders and with the lateral lobes less distinctly tri-dentate, their

cephalic and caudal processes shorter, rounded lamellate, the median a tooth curved cephalad.

Only in its rougher surface does *carli* agree more closely with the Ceylonese *G. alligator* (Saussure).

Type: ♀; Gudalur, Nilgiris. February 12, 1927 (Carl and Escher). [Geneva Museum.]

Size large, form broad; slightly lorger and broader but similar to *crocodilus*. Head with horn-like projections between the eyes much longer, directed dorso-cephalad and projecting well beyond the eyes; fastigium otherwise much as in *crocodilus* but decidedly

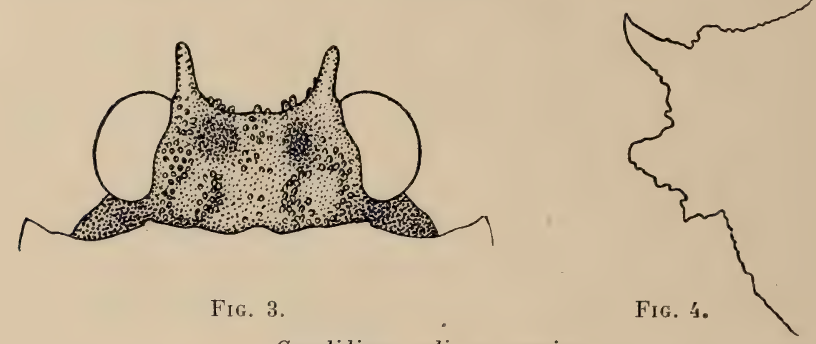


Fig. 3. Fig. 4.

Gavalidium carli new species.

Fig. 3. Female. Type. Gudalur, Nilgiris. Dorsal view of head and cephalic margin of pronotum. (× 18)

Fig. 4. Female. Type. Gudalur, Nilgiris. Dorsal view of lateral lobe of pronotum. (Much enlarged.)

broader, the width distinctly greater (instead of distinctly less) than twice the dorsal ocular width. Frontal costa just below lateral ocelli much more suddenly protuberant and its forking broader, the flange-like forks much more widely separated dorsad, similarly slightly divergent ventrad but these lamellae lying more open and not as nearly perpendicular to the face. Antennae of similar structure to those of *crocodilus*, but not unicolorous. Pronotum very similar except as follows: broader with lateral margins decidedly more foliaceous and irregularly serrulate at the shoulders, there directed dorso-laterad; rugae and nodes, particularly caudad, prominent, more heavily developed, interrupting and obliterating the medio-longitudinal carina; lateral lobes slightly more lamellate but cephalic projection a very small lobe, median a small spine

curved cephalad (as in *crocodilus*), caudal a small narrow lobe [1]. Tegmina, wings and cephalic and median limbs as in *crocodilus*. Caudal femora with dorsal and ventral margins lobate, those of the latter narrow and blunt; ridges of external pagina raised, that mesad conspicuously produced as a strong triangular projection. Ovipositor very small for so large an Acrydiine.

Allotype: ♂; same data as type, but taken February 10, 1927. [Geneva Museum.]

Very similar to female but smaller. Lobes and spines sharper.

In the five specimens before us, as in most lobate and spinose species, there is considerable individual variation in the size and number of the lobes and spines.

General coloration dark brown. Antennae paler proximad, thence blackish with intersections of joints buffy. Cephalic and median tibiae blackish with heavy buffy annuli (which are almost obliterated in one dark individual). Caudal tibiae buffy, less conspicuously annulate with brown.

The series shows scarcely any size variation. Length of body ♂ 12, ♀ 14; length of one of horns of fastigium ♂ 0.42, ♀ 0.43; length of pronotum ♂ 20.8, ♀ 23; width across pronotal shoulders ♂ 5.5, ♀ 7.2; length of caudal femur ♂ 6.8, ♀ 8 mm.

Localities: Gudalur, Nilgiris, 1100 m., II, 10 and 12, 1927, (on stream), 3 ♂, 1 ♀, allotype, paratypes and type.
Mudumalai, Nilgiris, 1000 m., II, 9, 1927, (on stones along river), 1 ♀, paratype.

Scelimena Serville.

1839. *Scelimena.* SERVILLE, Hist. Nat. Ins., p. 762.
1914. *Abbasia.* KIRBY, Fauna British India, Orth. (Acrid.), p. 27.

Failure to recognize as such immature material of *Scelimena* led to the description of the synonym *Abbasia*. This unfortunate occurrence is further discussed below under *S. subserrata* (Kirby).

And so we find that presence of wings, not seen to be in process

[1] In the series the appendages of the lateral lobes are very irregular, sometimes with three distinct projections followed by a very small lobe, never with the appearance of three almost equal projections, which is seen to be characteristic of *alligator* and much more constant in thirty-four specimens of that species before us.

of development, led to specific synonymy by SERVILLE in 1839 and generic synonymy by KIRBY in 1914.

Scelimena producta (Serville).

Large Javanese series before us of this species, described from that Island, show it to be widely distinct from any of the several Indian species of *Scelimena* before us. We believe that *producta* does not occur in India. BOLIVAR in 1918 has noted that KIRBY's figure of 1914 does not apply even to this genus, at which time the latter recorded *producta* from Trivandrum, Madras.

Scelimena harpago (Serville).

1839. *Tetrix uncinata*. SERVILLE, Hist. Nat. Ins. Orth., p. 763. ([Juv.] ♀; Bombay, India.)

Localities: Coonoor, Nilgiris, 1850 m., V, 19, 1923, (P. S. NATHAN), 1 ♀, [HEBARD Cln.].
Coimbatore, Madras Pres., 1922, (A. P. NATHAN), 1 ♀, [HEBARD Cln.].
Madras, 1 ♀, [HEBARD Cln.].

The original description and KIRBY's figure at the time he placed *Scelymena contracta* Walker as a synonym of *uncinata* shows beyond question this synonymy, when the appearance of immature material of *Scelimena* is recognized. Presence of wings, which are not seen to be in process of development unless pulled out, has led to constant failure to recognize the later stages of immaturity as such. Blackish wings, as described by SERVILLE, are indeed present, these being the leathery partially developed organs of the nymphal stage and not the delicate transparent wings found in the adult.

Scelimena subserrata Kirby.

1914. *Abbasia subserrata*. KIRBY, Fauna British India, Orth. (Acrid.), p. 28, fig. 27. ([Juv.] Tenmalai, Travancore, India.)
1915. *Scelimena spinata*. HANCOCK, Records Indian Mus., XI, p. 66. (♂, ♀; Trivandrum, Travancore, India.)

Localities: Gudalur, Nilgiris, 1100 m., IX, 13, 1917, (NAGNATH), 1 ♀, [HEBARD Cln.].
Mudumalai, Nilgiris, 1000 m., II, 9, 1927, (on stones along river), 2 ♂.

Comparison of Kirby's original description and figure of *subserrata* with the original series of *spinata* [1] shows plainly that that author described the immature condition, Hancock adult material of the same species the following year.

Eucriotettix new genus.

As Rehn in 1904 selected as genotype of *Criotettix* Bolivar the Asiatic *Acrydium bispinosum* Dalman, and as *miliarius* Bolivar, selected as genotype of *Acantholobus* Hancock by Kirby in 1910, is congeneric with that species. Rehn has recently placed *Acantholobus* as a synonym of *Criotettix*.

Thus *Criotettix* Bolivar must be restricted to those Indian species which of recent years have been referred to *Acantholobus* and we propose *Eucriotettix* to include those species which since the erection of *Acantholobus* had been referred to *Criotettix*.

For *Eucriotettix* we propose the genotype *Criotettix tricarinatus* Bolivar.

We are able to place as members of this genus *indicus* Bolivar, *tricarinatus* Bolivar, *spinilobus* Hancock, *maculatus* Kirby, *oculatus* Bolivar, *flavopictus flavopictus* Bolivar, *flavopictus maximus* Hancock (with probable synonym *grandis* Hancock), *aequalis* Hancock and *montanus* Hancock. Hancock's *orientalis*, *pallidus*, *dohertyi*, *annandalei* and *gravelyi* should also, we believe, be assigned to *Eucriotettix* as here delimited.

This genus may be distinguished as follows. Antennae inserted between lower portion of eyes. Spine of pronotal lateral lobes curved cephalad. Fastigium nearly equal to decidedly less than ocular width. Frontal costa narrowly divided. Eyes and fastigium not strongly elevated. Pronotum with parallel prozonal lateral carinae; supplementary carinae indicated between shoulders. Tegmina and wings present.

In studying south Indian species we find that Hancock has increased the existing difficulties by describing *Bolotettix*. The genotype, the Bornean *B. validispinis* Hancock agrees with *Eucriotettix tricarinatus* in general form and spined pronotal lateral lobes, but with *Systoloderus* instead in the pronotal prozona being convex

[1] Single type: ♂; Kellar, Trivandrum, Travancore, India, January 1897, Hebard Collection, Type No. 677.

and lacking lateral carinae, while the position of the insertion of the antennae (high and distinctly between the eyes in *Eucriotettix*, low and below eyes in *Systolederus*) and narrow vertex (nearly to decidedly less than the ocular width in *Eucriotettix*, very narrow in *Systolederus*) are almost exactly intermediate between these genera. HANCOCK's Bornean *parvispinus* and *planus* are also members of *Bolotettix*, but of the other species which were referred to that genus we can definitely state from examination of material that *oculatus* is a member of *Eucriotettix*. His *armatus, triangularis*, *lobatus* and *quadratus* are here referred to *Systolotettix*, where we place his *tricarinatus* and *pictipes* as synonyms of *S. exsertus* (Bolivar).

The first four species here treated are very closely related. We believe that they may be separated as follows:

A. Vertex nearly or slightly less than ocular width in diameter.
- B1. Spine of pronotal lateral lobes horizontal, not curved. Size larger. *indicus* (Bolivar).
- BB1. Spine of pronotal lateral lobes horizontal, distad curved cephalad. Size smaller. *spinilobus* (Hancock).

AA. Vertex decidedly less than ocular width in diameter.
- B2. Spine of pronotal lateral lobes horizontal, not curved. Size larger as in *indicus*. *tricarinatus* (Bolivar).
- BB2. Spine of pronotal lateral lobes horizontal, distad curved cephalad. *maculatus* (Kirby).

Eucriotettix indicus (Bolivar).

BOLIVAR in 1918 placed *Criotettix maculatus* Kirby, described from Burma in 1914, as a synonym of this species, described from Trichinopoly, Madras, in 1902. We do not believe that action to have been correct, as the straight horizontal (*indicus*) or horizontal but curved cephalad (*maculatus*) spine of the pronotal lateral lobes is a valid character in separating the allied species *tricarinatus* (Bolivar) and *spinilobus* (Hancock).

Locality: Coimbatore, Madras Pres., II, 7, 1921 (A. P. NATHAN), 2 ♀, [HEBARD Cln.].

The present specimens differ from the original description in having the median carina of the vertex and median and lateral carinae of the pronotum quite as well developed as in *tricarinatus*. Their pronotal length is 13.7 and 13.6 mm.

Eucriotettix spinilobus Hancock.

Hancock examined the type of *Criotettix obscurus* Kirby from Vurkalay, Travancore Coast, India, and found it to be a synonym of *spinilobus* in 1915.

In addition to the originally described series, we have before us one female from Maskeliya, Ceylon, taken March 10, 1909, by T. Bainbrigge Fletcher.

In ten specimens of this species before us the spine of the pronotal lateral lobes is curved forward, while in fifty-seven specimens of *tricarinatus* it is straight, transverse. Though in some species subject to individual variation, we believe that this feature constitutes a valid diagnostic character to separate these species.

Eucriotettix tricarinatus (Bolivar).

In addition to the material from Ceylon, discussed by Hancock in 1905, including two paratypes, the following series is before us.

Localities: Coimbatore, Madras Pres., II, 8, 1921 (A. P. Nathan), 8 ♂, 3 ♀, [Hebard Cln.].
Peradeniya, Ceylon, III and V, 1903 (E. E. Green), 1 ♂, 1 ♀, [Hebard Cln.].
Kaduganawa, Ceylon, I, 1903 (E. E. Green), 1 ♀, [Hebard Cln.].
Polgahwela, Ceylon, V, 10, 1908, 1 ♀, [Hebard Cln.]
Weligama, Ceylon, I, 16, 1908 (T. Bainbrigge Fletcher), 1 ♂, 2 ♀, [Hebard Cln.].
Madulsima, Ceylon, VIII, 12 to 17, 1908 (T. Bainbrigge Fletcher), 1 ♂, 6 ♀, [Hebard Cln.].

Eucriotettix maculatus (Kirby).

Under *Eucriotettix indicus* (Bolivar) we have above given our reasons for considering *maculatus* a valid and distinct species.

Localities: Sidapur, Coorg, X, 31, 1917 (V. R. Rao), 1 ♀, [Hebard Cln.].
Shembaganur, Palnis, IV, 17, 1927 (grassland), 1 ♀.
Gudalur, Nilgiris, 1100 m., II, 12, 1927 (mountain brook), 1 ♂, 1 ♀.
Mudumalai, Nilgiris, 1000 m., II, 5, 1927, 1 ♂.

The specimen from Sidapur agrees closely with the 1914 figure of the Burmese type except that the slender spine of the pronotal lateral lobes is longer, slightly longer even than that figured at the same time by Kirby for his *obscurus* (= *spinilobus*). It measures: length of body 8.8, length of pronotum 12.5, width of pronotum at shoulders 2.7, width of interocular space 0.5, length of spine of lateral lobes 0.78 mm.

Eucriottetix flavopictus flavopictus (Bolivar).

1912. *Criotettix extremus.* Hancock, Mem. Dept. Agr. India, Ent. Ser., IV, p. 132. (♂; Shevaroys, 4000 feet, Madras, India.)

Bolivar described *flavopictus* from Kodaikanal, in the Palnis Hills, and comparison of the unique type of *extremus* [1] with that description and the material here recorded shows beyond question the synonymy here indicated. Hancock originally stated that *extremus* "resembles *flavopictus*".

In 1915 that author placed *extremus* as a race of his *maximus*. Though the forms are exceedingly close, it is true that a southern and northern race exist, the proper name for the latter being consequently *flavopictus maximus*. Further difficulty is found in the fact that *Criotettix grandis* Hancock may prove to be a synonym of *flavopictus maximus*.

This species is very close to *Eucriotettix oculatus* (Bolivar), differing in the slightly more distinct supplementary carinae of the pronotum and its conspicuously more coarsely roughened dorsal surface.

Localities: Coonoor, Nilgiris, 1700 m., XII, 22, 1926 and I, 1927, 4 ♂, 5 ♀.
Gudalur, Nilgiris, 1100 m., II, 12, 1927 (mountain brook), 1 ♂.

[1] Hebard Collection, Type No. 639.

Mudumalai, Nilgiris, 1000 m., II, 9, 1927 (on stones along river), 2 ♂.
Attakatti, Anaimalais, 1000 m., II, 11 and 23, 1927 (on stones in stream bed), 3 ♂, 3 ♀.
Kodaikanal, Palnis, 2200 m., III, 22, 1927, 1 ♂.
Maryland, Palnis, 1600 m., IV, 19, 1927, 1 ♀.

Thoradonota apiculata Hancock.

This is a smaller and more slender insect than *T. spiculoba* Hancock.

Localities: Mudumalai, Nilgiris, 1000 m., II, 4 and 9, 1927 (on water and on stones along river), 1 ♂, 1 ♀.
Kharkur, Nilgiris, V, 1910 (E. E. Green), 1 ♂, determined by Hancock [Hebard Cln.].

These specimens are caudate and all very small: length of pronotum ♂ 8.8 and 8.6, ♀ 9.8 mm.

Thoradonota spiculoba Hancock.

1914. *Acantholobus cuneatus.* Kirby (in part not of Hancock, 1904), Fauna British India, Orth. (Acrid.), p. 40, figs. 37 to 39. (♂, ♀; Colombo, Ceylon.)

1915. *Thoradonota sinuata.* Hancock, Records Indian Mus., XI, p. 81. (♀; Moleshwar, Satara District, India.)

Kirby in 1910 and 1914 overlooked this genus described in 1907 and species described in 1912 from Pupri, Mazaffarpur, Pusa and Durbhanga in Bengal, as did Bolivar in 1918.

The slenderer and more nearly transverse spine of the pronotal lateral lobes and its less rugose surface in the type of *sinuata* constitute features wholly attributable to individual variation and we consequently place that name as a synonym.

Localities: Gudalur, Nilgiris, 1100 m., V, 1910 (E. E. Green), 1 ♂, 1 ♀ (abbreviate), [Hebard Cln.]; (mountain brook), 2 ♀ (1 abbreviate, 1 subcaudate).
Mudumalai, Nilgiris, 1000 m., II, 9, 1927 (on stones along river), 1 ♂ (caudate).

Of the two females secured the same day at Gudalur, one shows the maximum rugosity in twenty-two specimens of *spiculoba* before us, the other being as smooth as the decidedly smooth Moleshwar female.

Criotettix latifrons new species
(figures 5 and 6).

Under *Eucriotettix* we have explained the reason why *Criotettix* must be used for the genus which for some years has been recognized as *Acantholobus*.

The present is a remarkable species agreeing with the genus *Eucriotettix* here described in having the spine of the pronotal lateral lobes transverse instead of directed obliquely caudad. We place it in *Criotettix* as in other respects and particularly in the lateral carinae of the prozona which are convergent caudad, it agrees instead with this genus.

Close affinity is shown to the Ceylonese *C. miliarius* Bolivar. A series of that insect from Ceylon is decidedly variable but all differ in having the spine of the pronotal lateral lobes directed obliquely caudad. The vertex is nearly as broad to slightly narrower in those males, the pronotal carina variable in intensity with supplementary carinae between the shoulders often obsolete. In all the antennae are pale with suffused apices, but longer and not as pale as in *latifrons*. We place *Acantholobus miliarius cuneatus* Hancock, 1904, as a synonym of *miliarius*, based on the abbreviate pronotal condition of that insect, as suggested by Hancock in 1915 and shown by the original series [1].

Previous Indian records of *Criotettix saginatus* Bolivar, a species placed by Kirby as a synonym of *Criotettix inornatus* (Walker), but which action has, we believe rightly, been questioned subsequently by Hancock and Bolivar, are probably referable to *miliarius* or *latifrons*. Our Malayan and Burmese material of *saginatus* shows it to differ in being more slender with narrower fastigium than in those species.

Type: ♂, Coimbatore, Madras Presidency. February 9, 1921. (A. P. Nathan). [Hebard Collection, Type No. 1156.]

[1] From which we select as type a female, Kesbewa, Ceylon, April 1903, Hebard Collection, Type No. 590.

Size moderately large for the smaller species of the genus, form moderately robust. Interocular space decidedly broader than dorsal ocular width, eyes projecting beyond fastigium, the marginal carinae of the latter distinct laterad and curving toward each other to the transverse but there becoming immediately obsolete, the median carina weakly indicated only distad on each side of which the surface of the vertex is decidedly depressed, concave. Frontal costa in lateral aspect moderately roundly produced between antennae, forks narrow. Lateral ocelli in line with median portion of eyes and just above antennae, the ventral margins of the



FIG. 5. FIG. 6.

Criotettix latifrons new species.

FIG. 5. Male. Type. Coimbatore, Madras. Dorsal view of head and cephalic portion of pronotum. (× 18)

FIG. 6. Male. Type. Coimbatore, Madras. Dorsal outline of lateral lobe of pronotum. (Much enlarged.)

antennae sockets being faintly higher than the ventral margin of the eyes. Antennae moderately short. Pronotum with dorsal surface appearing rather smooth but with low blisters between shoulders where the surface is moderately convex and very minutely tuberculate caudad; lateral carinae of prozona percurrent, distinct and convergent caudad; medio-longitudinal carina a fine raised line, indistinct in places but moderately raised and swollen between prozona and metazona and forming a coarser line on the prozona than do its lateral carinae; no supplementary carinae present. Pronotum strongly caudate, lateral lobes horizontally produced, spine stout, straight and almost transverse. Cephalic and median femora moderately elongate, margins feebly undulate (this scarcely appreciable in paratype). Caudal femora moderately elongate with margins straight. Caudal metatarsus distinctly longer than com-

bined length of the two succeeding joints; first pulvillus triangular, second nearly intermediate in length between first and elongate third pulvillus.

General coloration uniform mars brown or prouts brown, the caudal portions of the pronotum and exposed wing margins paler and more tawny. Femora slightly darker, but their ventral surface and the tibiae and tarsi paler and immaculate. Antennae conspicuously warm buff suffused with brown distad. Sides of abdomen flecked with light brown.

The measurements of a paratypic male, taken at Mudumalai, Nilgiris, at 1000 meters, February 5, 1927, by Carl and Escher, and belonging to the Geneva Museum, follow those of the type. Length of body 9 and 8.9, interocular width at apex of fastigium 0.68 and 0.68, interocular width at base of fastigium 0.71 and 0.71, length of pronotum 15 and 15, width of pronotum at shoulders 3.2 and 3.2, length of spine of pronotal lateral lobes 0.53 (apices broken in paratype), length of caudal femur 6.4 and 6.4 mm.

Systolotettix new genus.

This genus is erected to include a series of species which are related on the one hand to *Eucriotettix* and *Criotettix* as here defined and on the other to *Systolederus*.

The most important feature is the elevated eyes and vertex which are raised well above the plane of the pronotum, though not as strongly so as in *Systolederus*. The interocular space is very narrow, but not as extremely narrowed as in that genus. The lateral lobes of the pronotum are spined or angulate obliquely caudad, in this feature agreeing with *Eucriotettix* and *Criotettix*. The lateral carinae of the prozona are straight as in *Eucriotettix*, these carinae being much weaker in some but not in all the species of *Systolederus*.

We here select *Criotettix exsertus* Bolivar as genotype of *Systolotettix*. Hancock's *armatus*, *triangularis*, *lobatus* and *quadratus* also belong to this genus. That author placed these species in his *Bolotettix*, but they are certainly not congeneric with his genotype, the Bornean *Bolotettix validispinus*. We have discussed the location of the species assigned to *Bolotettix* by Hancock under *Eucriotettix* in the present paper.

Systolotettix exsertus (Bolivar).

1912. *C[riotettix] tricarinatus.* HANCOCK (not of BOLIVAR, 1887), Mem. Dept. Agr. India, Ent. Ser., IV, p. 135. (Shevaroys, Madras, India, at 4000 feet.)

1915. *Bolotettix pictipes.* HANCOCK, Records Indian Mus., XI, p. 77. (♀; Shevaroys, Madras, India, at 4000 feet.)

HANCOCK's material enables us to correct the above record and place the above synonym of this species, described from Kodaikanal in the Palnis Hills in 1902.

Localities: Coonoor, Nilgiris, 1800 m., XII, 22, 1926 (on gneiss), 4 ♂, 4 ♀.
Attakatti, Anaimalais, 1000 m., II, 1927 (on stones on bed of brook), 1 ♂.
Below Kukkal, Palnis, 1700 m., IV, 3, 1927 (in rice fields), 4 ♂, 1 ♀.
Kodaikanal, Palnis, 2200 m., III, 22, 1927, 1 ♂.

The females of this series have the pronotal length ranging from 10.7 to 11.2 mm. In HANCOCK's three females before us it is 11.7 to 12.2 and is given as 10 for the female type. In the ten males we have examined this dimension ranges from 9 to 10.4 mm.

The large majority are dark with face, genae, ventral portions of lateral lobes of pronotum and occasionally most of the caudal femora whitish buff. A very few are entirely dark and one female from Shevaroys has the entire dorsum buff. The male from Attakatti has the spines of the pronotal lateral lobes longer and almost transverse, these being uniformly short and strongly oblique in all the others. The specimen is, however, in all other respects typical.

Group *Metrodorae.*

Systolederus greeni Bolivar.

Localities: Gudalur, Nilgiris, 1000 m., IX, 13, 1917 (Y. R. RAO), 1 ♀, [HEBARD Cln.].
Coonoor, 1700 m., I, 27, 1927, 1 ♀.

Mazarredia Bolivar.

It is evident that this genus is polyphyletic. We are, however, unable at the present time to do other than follow the concept of BOLIVAR and HANCOCK.

Mazarredia dubia Hancock.

Localities: Sidapur, Coorg, V, 6 and VI, 1, 1917 (Y. R. RAO), 1 ♂, 1 ♀, [HEBARD Cln.].
Valparai, Anaimalais, 1300 m., III, 1927, 1 ♂.
Anaimalais, 1300 m., I, 22, 1912 (T. B. FLETCHER), 1 ♂, determined as *dubia* by HANCOCK) [HEBARD Cln.].

Mazarredia nilgirica new species
(figures 7, 8 and 9).

This handsome insect superficially resembles *M. sculpta* Bolivar [1]. That insect differs widely, however, in the wider and more produced vertex, broader forks (though narrow) of the frontal costa which in profile is more produced toward vertex as well as between

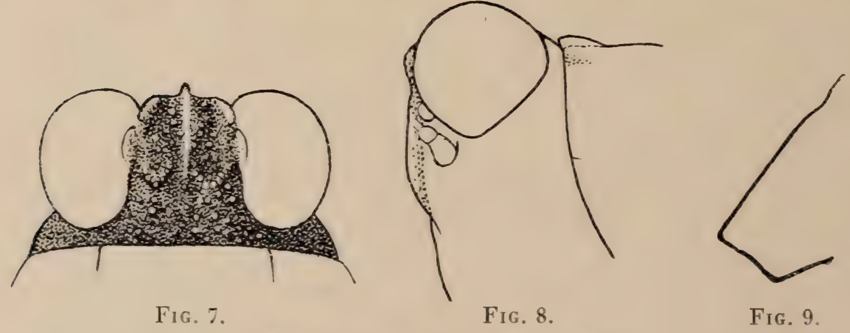


FIG. 7. FIG. 8. FIG. 9.

Mazarredia nilgirica new species.

FIG. 7. Female. Type. Kharkur, Nilgiris. Dorsal view of head and cephalic margin of pronotum. (× 18)

FIG. 8. Female. Type. Kharkur, Nilgiris. Lateral outline of dorsal portion of head and dorso-cephalic portion of pronotum. (× 18)

FIG. 9. Female. Type. Kharkur, Nilgiris. Dorsal outline of lateral lobe of pronotum. (Much enlarged.)

antennae, caudate pronotum with longer prozona, decidedly shallower impressions caudad of shoulders, much weaker nodes in caudal portions and bicolored tegmina.

In *nilgirica*, on the external faces of the caudal femora beyond the median point two of the ridges are raised in distinct blunt

[1] Material so determined by BRUNNER from Palon, Pegu, Burma, is in the author's collection.

projections. This is an unusual feature which has been found by us elsewhere somewhat similarly developed only in the genus *Thoradonota* Hancock.

Type: ♀; Kharkur, Nilgiris. May, 1910. (E. E. Green.) [Hebard Collection, Type No. 1157.]

Size moderately large for the genus; form moderately robust, much as in *sculpta* [1]. Eyes prominent, slightly elevated. Interocular space distinctly narrower than dorsal ocular width and narrowing cephalad; vertex decidedly fossulate on each side of medio-longitudinal carina, these areas bounded caudad by a distinct prominence on each side, lateral carinae convex-convergent cephalad but disappearing before reaching median carina. Eyes projecting cephalad of free margin of fastigium as far as does the carina forming the fastigio-facial angle. Frontal costa much as in *sculpta*, but convex projection between antennae slightly less decided and forks narrow with margins distinctly less oblique and lamellate, nearly vertical; dorsad in lateral aspect it is slightly produced so that at the lateral ocelli broad concavity is apparent, this not as marked as in *sculpta*. Lateral ocelli at ventral third of eyes. Antennal sockets so situated that a line between ventral margins of eyes would pass through their dorsal portion. Antennae missing. Pronotum with cephalic margin truncate, prozona distinctly broader than long with distinct lateral carinae slightly convergent caudad; caudal portion very slightly produced beyond caudal femora with narrow apex truncate [2]; dorsum deplanate, tuberculate and very shallowly but very coarsely impresso-punctulate, moderately depressed between the lateral margins and low but percurrent median carina present, which is slightly highest between prozona and metazona and faintly undulate caudad, in that portion with a moderate number of well developed scattered nodes (much more decided than in *sculpta*); between shoulders with straight distinct short supplementary carinae as in *sculpta* but a prominent, much deeper concavity at caudal extremity of each. Lateral lobes of pronotum slightly oblique, briefly produced, rounded subrectangulate, the caudal portion moderately obtuse-angulate produced

[1] The pronotum rather abbreviate, briefly surpassing apices of caudal femora, in this unique type.

[2] It must always be remembered that in most Acrydiids both abbreviate and caudate pronota are developed in the same species, though in some species only one of these conditions occurs.

to a lesser degree, so that between these the margin is very broadly obtuse-angulate. Tegmina oval, slightly smaller than in *sculpta*, with humeral vein alone prominent and raised network of veinlets, prominent in that species, indistinct. Wings extending to apex of pronotum. Ovipositor valves elongate and narrower than in *sculpta*. Cephalic femora with margins faintly undulate, median femora with margins distinctly so, caudal femora of moderate length with distinct oblique ridges; all much as in *sculpta* but that species showing no conspicuous nodes on the latter (see above). Caudal metatarsus as in *sculpta*, equal in length to last joint, the three pulvilli of nearly equal size.

General coloration natal brown. Tegmina slightly paler but with less than ventral half in all but distal portion blackish brown, so that, unlike in *sculpta*, these organs are conspicuously bicolored. Tibiae darkened with obscured paler annuli, but tarsi buffy with distal portion of last joint black; caudal metatarsus at extreme apex, succeeding joint and immediate base of last joint also black. Caudal femora with dorsal and ventral margins flecked with dark and pale brown but not as distinctly so as in *sculpta*, though the tibial and tarsal markings are more distinct in *nilgirica*.

Length of body 12.6, interocular width (at base of fastigial lateral carinae) 0.64, length of pronotum 13, width of pronotum, at shoulders, 3.7, height of apical triangle of pronotal lateral lobes 0.15, length of caudal femur 8.7, length of ovipositor 2 mm.

Mitrariella new genus.

This genus is erected to include *provertex* described by Hancock and referred by him to *Spadotettix*.

It is apparently nearest *Miriatra* Bolivar (July 1906) [*Mitritettix* Hancock (in paper submitted July 15, 1906)], proposed for the preoccupied *Mitraria* Bolivar. It is probable that *Rostella* Hancock 1913 is a synonym of that genus, a number of errors having apparently occurred. We believe that *Mitraria producta* Bolivar, described from the upper Amazon was mislabelled and is probably a synonym of *Tetrix phyllocerum* Haan, described from Java, as is also *Rostella processus* Hancock described from Borneo.

From *Mitrariella* we find *Miriatra* to differ in the larger size, much more produced and lamellate fastigium with decided medio-

longitudinal dorsal carina, frontal costa broader between the short antennae and there in lateral aspect less convex, pronotum with cephalic margin obtuse-angulate produced or dentate mesad, the medio-longitudinal carina heavier and not undulate, supplementary carinae absent, pronotal lateral lobes subrectangulate and less produced, broader cephalic femora which narrow suddenly apically and elongate metatarsus with third joint of equal length.

As these genera are clearly derived from the same stock, it is evident that caudal metatarsal length, whether equal to or longer than the last joint, can not be used to separate the "*Scelimenini*" from the "*Metrodorini*" as has been stated. It was apparently at least in part this feature which led HANCOCK to place *Spadotettix* originally (1910) in the vicinity of *Tetrix* (= *Acrydium*, a genus of the *Acrydiae*) and then transfer it to the *Metrodorae* near *Mitritettix* in 1912.

We find *Mitrariella* to be characterized as follows. Eyes widely separated. Fastigium strongly produced, lamellate, its free margins oblique-convergent, then notched at the median carina which is distinct only apically. Face decidedly oblique, frontal costa forking gradually and interval narrow, in lateral aspect contour broadly convex between the elongate antennae which are inserted slightly above the ventral margins of the eyes, lateral ocelli slightly above the middle of the eyes. Pronotum caudate; cephalic margin transversely truncate, lateral carinae of prozona parallel; medio-longitudinal carina swollen and somewhat raised between prozona and metazona, thence undulate, with two low supplementary carinae on each side; lateral lobes briefly horizontally reflexed with acute-angulate projection directed weakly caudad. Cephalic and median femora with ventral margins weakly lobate. Caudal femora unusually smooth. Cephalic and median tibiae weakly sulcate dorsad [1]. Caudal metatarsus slightly longer than last joint, its pulvilli with second longer than first and third longer than second.

Mitrariella provertex (Hancock).

The triangularly produced fastigium, notched on each side of the projecting distal carina, which rounds into the frontal costa,

[1] Contrary to HANCOCK's description, this sulcation is present in the material from which he described *Rostella processus* (= *Miriatra phyllocerus* (Haan)).

readily distinguishes this interesting species from any other Indian Acrydiid.

It is distinguished from *Spadotettix fletcheri* (Hancock) by the more triangular shape and greater production of the vertex, parallel lateral carinae of the prozona, a pair of supplementary carinae on each side running far caudad on the metazona instead of the more usual short single supplementary carina on each side between the shoulders and subspinose or spinose pronotal lateral lobes.

Localities: Pykara River, II, 3, 1927, 1 ♀.
Masinigudi, Nilgiris, 1000 m., II, 1, 1927 (on brook), 1 ♂.
Gudalur, Nilgiris, 1000 m., II, 12, 1927 (mountain brook), 1 ♂.
Valparai, Anaimalais, 1100 m., III, 9, 1927 (small shrubby valley), 1 ♂, 3 ♀.

The previously unknown male agrees closely with the female but is somewhat smaller. The species is clearly quite variable, the spine of the pronotal lateral lobes is weakly or decidedly directed obliquely caudad (Pykara female weakly, Gudalur male decidedly) often short and broader so that it might better be termed a decided acute-angulate projection (balance of series). The supplementary pronotal carinae are less regular, with more longitudinal adjacent rugae and medio-longitudinal carina more suddenly and strongly undulate in the type, though two females of the present series show a similar tendency.

Group *Acrydiae.*

Euparatettix variabilis (Bolivar).

The female type, here selected, of *Euparatettix corpulentus* Hancock [1] shows that insect to be very close, differing only in its larger size and pronotual dorsum slightly smoother and slightly more swollen between the shoulders than in any of our series of *variabilis*. Such differences have little value and racial status or synonymy may be indicated.

Locality: Coimbatore, plains, 400 m., II, 7 and 8, 1921 (A. P. Nathan), 6 ♂, 6 ♀ (all caudate).

[1] Hebard Collection, Type No. 701; Chapra, Bengal, taken by Mackenzie.

- One male of this series is noticeably smaller than the others. Two females show strongly a pale medio-longitudinal pronotal band, one a pale saddle weakly and one pale lateral margins weakly.

Ergatettix Kirby.

1914. *Ergatettix.* Kirby, Fauna of British India, Orth. (Acrid.), p. 69. Genotype, by monotypy: *E. tarsalis* Kirby.

1915. *Indatettix.* Hancock, Records Indian Mus., XI, p. 127. Genotype, by original designation: *I. nodulosus* Hancock.

Comparison of the type of *nodulosus* [1] with subsequently reported material from Bombay, type locality of *tarsalis*, and study of Kirby's diagnosis, convinces us that the above synonymy is correct; *nodulosus* and *dorsifera* (of which *tarsalis* is a synonym) representing merely different phases of the same species.

This genus is best separated from *Euparatettix* Hancock by the more elevated and approximate eyes; lateral ocelli placed close to the antennal sockets and decidedly further removed from the margin of the fastigium; hirsute ventral surface and limbs and thickened cephalic and median femora in the male sex. The size is usually decidedly smaller and there are forms which are decidedly rugose with nodose medio-longitudinal pronotal carina and nodes on the external surface of the caudal femora as well, such roughening not appearing to our knowledge in *Euparatettix*.

Material of *Ergatettix* is before us from as far east and north as Java and Japan [2].

Ergatettix nodulosus (Hancock).

This insect may represent merely the extreme of rugosity developed in *E. dorsifera* (Walker). The specimens before us average small and slightly more robust than those of the series referred to that insect.

Each series from Pupri, Muzafferpur and Pusa, Bihar; from Calcutta, Bengal, and from Munshijunj, Assam, exhibits both

[1] A female, here selected, from Pupri, Muzaffarpur, Bihar, India, taken January 6, 1905; Hebard Collection, Type No. 739.

[2] In Japan such may have been confused with the, in many respects, very similar *Euparatettix histricus* (Stal), which species we have, however, from the Loo-Choo Islands.

heavily nodose and smooth individuals. We are therefore satisfied that such differences are not recognizable as geographic races, but indicate either the presence of two closely related species or represent merely strikingly different appearing extremes of a single species.

Ergatettix dorsifera (Walker).

1871. *Tettix dorsifera.* WALKER, Cat. Dermapt. Saltat. British Mus., V, p. 825. (♂; Bombay, India.)

1905. *Euparatettix parvus.* HANCOCK, Spolia Zeylanica, II, p. 145. (♂; Elephant Pass, Ceylon.)

1909. *Euparatettix pilosus.* HANCOCK, Trans. Ent. Soc. London, p. 410.

1914. *Ergatettix tarsalis.* KIRBY, Fauna British India, Orth. (Acrid.), p. 70, figs. 62 and 63. (♀; Calcutta, India.)

From comparison of the type of *parvus* in the author's collection with the original description and further data on the type of *dorsifera*, kindly sent us by UVAROV, and material from Bombay before us, we are convinced of this synonymy. HANCOCK furthermore correctly placed his *pilosus* under his *parvus* in 1912.

As noted above, we also believe that HANCOCK'S *nodulosus* may be based on material merely representing the maximum rugosity developed in the present insect.

Material before us from Calcutta, identical with that figured as *tarsalis*, shows clearly that synonymy. BOLIVAR placed that name as a synonym of his *scabripes*, but Javanese material before us of a species of *Ergatettix* represents a distinct though closely related species and we believe that *scabripes* will be found to be distinct.

HANCOCK'S north Indian *Euparatettix bengalensis* (which in 1915 he reduced to a variety of *crassipes*) his smoother *crassipes*, *crassipes hybridus*, *interruptus* and *lobulosus* are probably also synonyms.

The south Indian material recorded in 1915 by HANCOCK as *Indatettix interruptus* (Brunner) represents *dorsifera* and it is probable that the same is true of BOLIVAR'S material recorded that year from this region as *Euparatettix scabripes* (Bolivar) and *Euparatettix interruptus* (Brunner). It is indeed quite possible that *interruptus* (1893) is also a synonym of *dorsifera*.

The only previously unreported material from southern India before us is the following.

Locality: Bassein Fort, Bombay, IX, 1909, 1 ♀ [HEBARD Cln.].

Paratettix cingalensis (Walker).

1915. *Acrydium tectitergum.* HANCOCK, Records Indian Mus., XI, p. 115. (♂, ♀; Hoshangabad and Surat, Bombay, India.)

To the established synonyms, *Paratettix variegatus* Bolivar and *Tettix atypicalis* Hancock, must be added HANCOCK's *atypicalis ceylonicus*, based on the abbreviate condition.

Comparison of the original series of *tectitergum*[1] with series from India and Ceylon before us shows no real diagnostic difference. The type is simply a small dark caudate individual of this variable species. Affinity to *Acrydium subulatum* (Linnaeus) originally noted does not exist and even resemblance is superficial in the extreme.

This species is an aberrant member of the genus *Parattetix*, the raised pronotal median carina being apparently HANCOCK's only reason for placing it in *Tetrix* (= *Acrydium*). KIRBY's 1914 figure is poor and does not give the general appearance of the insect at all well.

Localities: Kallar, Nilgiris, 500 m., V, 18, 1923 (P. S. NATHAN), 2 ♂, 2 ♀ (pair caudate, one male subcaudate, one female decidedly subcaudate), [HEBARD Cln.].
Coonoor, Nilgiris, 1700 m., I, 1927, 1 ♀ (subcaudate).
Maryland, Palnis, 1600 m., IV, 19, 1927, 1 ♂ (decidedly subcaudate).

Hedotettix gracilis (Haan).

1912. *Hedotettix diminutus.* HANCOCK, Mem. Dept. Agr. India, Ent. Ser., IV, p. 148. (♂, ♀; Surat, Bombay, India[2].)

The type of *diminutus* shows no significant difference from large series of *gracilis* before us. Indeed its size, decidedly smaller than normal, is the only noteworthy feature of individual variation.

Localities: Masinigudi, Nilgiris, 1000 m., II, 1, 1927 (on stream), 1 ♀.

[1] Single type here selected, HEBARD Collection, Type No. 719; Hoshangabad, India, IX, 14 to 19, 1911 (T. BAINBRIGGE FLETCHER), 1 ♀.

[2] Single type here selected: ♀; Surat, Bombay, India, December 7, 1903, HEBARD Collection, Type No. 720.

Mudumalai, Nilgiris, 1000 m., II, 5, 1927, 1 ♀.
Coimbatore, plains, 400 m., 1921 (A. P. Nathan), 3 ♀ (one caudate, two abbreviate).
Valparai, Anaimalais, 1100 m., III, 1927, 1 ♂.

Coptotettix annandalei Hancock.

We believe that Bolivar's 1918 record of his *C. capitatus* from Somvarpet, Coorg, is based on material of the present species. The general superficial similarity is decided. From comparison with a topotypic Javanese series of *capitatus* we find *annandalei* best distinguished by the slightly narrower fastigium with carinae only indicated laterad, weaker pronotal carinae with median undulate caudad and femora shorter and broader.

Locality: Pollibetta, South Coorg, V, 15 to 26, 1914 (T. B. Fletcher), 1 ♀.

Coptotettix pusillus new species
(figure 10).

This is not only the smallest Indian species of the genus, but also the smallest considered in the present paper.

It is nearest *C. parvulus* Hancock, described from Chapra, Bengal, India[1]. That insect differs in its larger size, narrower vertex which not only is not lamellate produced and does not extend cephalad as far as do the eyes but also has the lateral carinae distinct only laterad and the moderately cristate pronotum with scapular area broader and caudal extremity broadly convex. In our series of *parvulus* tegmina are present in Singla and Kushtea males, present but vestigial in the Chapra male type, absent in a Kobo female. No tegmina are present in our series of *pusillus*.

Type: ♀; Trichinopoly, Madras Presidency, India. 1920. (C. Leigh.) [Hebard Collection, Type No. 1130.]

Size very small, form moderately broad. Fastigium slightly broader than eye, lamellate and briefly produced beyond eyes; medio-longitudinally carinate, this strong distad, laterad strongly fossulate; lateral carinae straight, then rounding strongly and

[1] Single type here selected: ♂; taken by Mackenzie, Hebard Collection, Type No. 691.

almost transverse to median carina which in lateral aspect forms a broadly rounded projecting rectangle with the frontal costa, the latter in lateral aspect almost vertical, showing very feeble convexity and flattened between the antennae. Forks of frontal costa moderately broad, fully as wide as antennal socket, ventrad becoming weakly convergent toward the median carina of the face. Lateral ocelli situated slightly below median point of eye. Antennal sockets with line between ventral margins of eyes passing through them mesad. Pronotum tectate, inconspicuously rugose and finely tuberculate; cephalic margin broadly obtuse-angulate produced, lateral carinae of prozona decided but not involving median carina, which is decidedly elevated, evenly subsiding very gradually caudad and slightly more rapidly cephalad; metazona briefly produced, not reaching apex of abdomen, its broad apex broadly bilobate; lateral lobes with caudal angles not reflexed, broadly rounded but forming an acute angle. Tegmina and wings absent. Ovipositor short and heavy. Cephalic and median femora rather broad, their margins faintly undulate. Caudal femora broad, surfaces less than usually rugose. Caudal metatarsus slightly less than twice as long as third joint, pulvilli very acute, the second intermediate in length between the first and third.



FIG. 10.
Coptotettix pusillus new species.
Female. Type. Trichinopoly, Madras.
Dorsal view of head and pronotum. (× 9)

A l l o t y p e: ♂; same data as type. [HEBARD Collection.]

Very similar to female but smaller, minute.

General coloration individually varying from blackish to snuff brown, a broad transverse band of velvety black behind the shoulders in entire series, this invaded by a light fleck in two, one of which has other dark and pale markings. Caudal femora with two large dark patches on dorsal surface and ventro-external surface often heavily washed with blackish, the ventral margin pale with elongate dark flecks. Tibiae pale with suffused dark annuli, last tarsal joint pale but black briefly proximad and extensively distad. Abdomen dark with pale flecks.

Only slight size variation is shown by the females before us.

Length of body ♂ 5.8, ♀ 6.5; interocular width ♂ 0.49, ♀ 0.5; length of pronotum ♂ 4.4, ♀ 5; width of pronotum at shoulders ♂ 1.77, ♀ 2.15; width of pronotal apex ♂ 0.71, ♀ 0.99; length of caudal femur ♂ 4, ♀ 4.3 mm.

Localities: Kodaikanal, Palnis, IV, 19, 1921 (C. Leigh). 1 ♀, paratype, [Hebard Cln.].
Trichinopoly, Madras, 1920 (C. Leigh), 1 ♂, 3 ♀, allotype, type, paratypes, [Hebard Cln.].

Tome 36, nº 20. — Décembre 1929.

ETUDE EXPÉRIMENTALE SUR LE FONCTIONNEMENT DU VAISSEAU DORSAL ET SUR LA CIRCULATION DU SANG CHEZ LES INSECTES (*6me note*).

Observations physiologiques sur la circulation du sang dans les ailes et dans les élytres, chez la Coccinelle.

par

Frank BROCHER.

Avec 4 figures dans le texte.

Les Coccinelles sont de petits Coléoptères assez communs et bien connus. Certains d'entre eux se réfugient volontiers dans les maisons pour y passer l'hiver et, aux premiers beaux jours, on les voit se promener contre les fenêtres, sur les tables ou sur le plancher.

Les représentants d'une de leurs espèces (*Coccinella conglobata* L. ab. *rosea* D. G.) furent si abondants dans ma maison pendant les mois de mars et d'avril que j'ai profité de cette occasion pour étudier sur eux quelques phénomènes concernant la circulation du sang — en particulier la manière dont celui-ci circule dans les ailes. Ce phénomène est peu connu; il n'a été observé — sur d'autres Insectes et assez imparfaitement — que par un très petit nombre de naturalistes. Certains même ne l'admettent pas.

Or, d'après ce que j'ai constaté, la Coccinelle paraît être l'Insecte de choix pour cette étude.

D'abord ce Coléoptère est abondant et facile à conserver vivant. Ensuite, quoiqu'étant de petite taille, ses dimensions sont cependant suffisantes pour permettre quelques manipulations. On peut facilement le disposer en entier sous le microscope et son tégument est relativement transparent.

Enfin, circonstance *exceptionnelle*, chez la Coccinelle, le phénomène

de la circulation du sang dans les ailes n'est pas momentané — comme c'est le cas chez les autres Insectes où il a été constaté —; il peut durer et être observé, pendant plusieurs jours consécutifs, sur le même individu. Je n'ai fait qu'une seule sorte d'expérience; mais, vu l'abondance des sujets, j'ai pu la répéter un grand nombre de fois. J'ai trouvé une technique et j'ai acquis une certaine dextérité qui m'ont permis, au bout d'un certain temps, de réussir l'opération presque chaque fois.

Je vais indiquer comment j'ai procédé et quels sont les phénomènes que j'ai constatés. Je signalerai aussi les causes qui peuvent amener un insuccès, car je n'ai obtenu les résultats que je vais relater qu'après bien des tâtonnements et des essais manqués.

Pour faire cette expérience, j'emploie trois objets sur lesquels je dois préalablement donner quelques renseignements.

Ce que je nomme cire, c'est de la paraffine; soit la cire dont sont faites certaines bougies translucides.

Le sparadrap que j'utilise est du sparadrap blanc à l'oxyde de zinc.

Enfin, ce que j'appelle l'épingle est une épingle ordinaire plantée par la pointe dans un petit morceau de bois qui sert de manche.

Je mets une Coccinelle dans un tube à essais — de cinq centimètres cubes de capacité environ —; j'y introduis ensuite un morceau de papier buvard (de un centimètre de long sur un millimètre environ de large) que je viens de tremper dans de l'éther; je ferme le tube par un bouchon et je le pose à plat sur la table.

L'Insecte marche d'abord un peu, puis il chancelle, tombe sur le dos et agite ses pattes pendant un court moment.

Lorsque les mouvements diminuent et sont sur le point de cesser, il faut immédiatement sortir la Coccinelle du tube, car c'est inutile de l'anesthésier plus complètement. Ce résultat est obtenu souvent en moins d'une minute.

On pose alors la Coccinelle sur une lame porte-objet, la face ventrale de l'Insecte étant appliquée contre le verre.

Puis on allume une lampe à alcool et on chauffe la tête de l'épingle. On recueille avec celle-ci un peu de cire de façon qu'une goutte y reste suspendue lorsque la cire est fondue.

Avec la main gauche, on maintient la Coccinelle, en posant sur

les élytres l'extrémité d'une allumette. Pendant ce temps, avec la main droite, on prend l'épingle dont la tête est garnie de cire et on fait fondre celle-ci en l'approchant de la flamme, puis on l'applique sur le verre, contre l'élytre droite de la Coccinelle. La cire chaude fluide se répand sur l'élytre et sur le porte-objet où elle se fige immédiatement, fixant ainsi l'insecte à la lame (fig. 1).

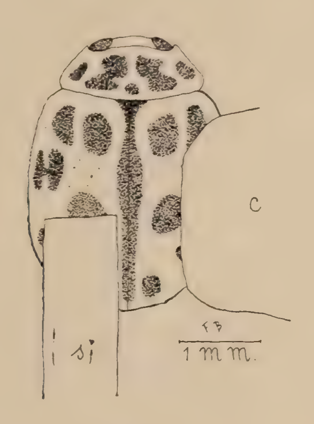


FIG. 1.
Coccinelle disposée pour l'observation.
c = goutte de cire. *s* = bande de sparadrap.

Lorsque la cire se solidifie, elle se contracte et, par suite de ce fait la coccinelle peut être déplacée. C'est pour éviter cet accident qu'il faut la maintenir au moment où l'on pose la cire, jusqu'à ce que celle-ci soit solidifiée.

L'anesthésie de l'Insecte a pour but d'obtenir l'immobilité de celui-ci pendant ce court moment seulement.

Ce n'est qu'après avoir fait plusieurs essais que l'on arrivera à apprécier la quantité de cire qui est nécessaire pour cet usage et quelle est la meilleure manière de la placer. Il faut éviter que le prothorax soit pris dans la cire.

On prend ensuite un petit morceau de sparadrap — de huit à dix millimètres de long sur un millimètre de large — et on le pose délicatement de façon que son extrémité couvre le tiers postérieur de l'élytre gauche, ainsi que cela est indiqué sur la figure I. Puis on touche cette partie seule du sparadrap qui est sur l'élytre avec la

tête de l'épingle qu'on chauffe à cet effet. La résine du sparadrap fond et celui-ci adhère à l'élytre.

On saisit alors avec une fine pince l'extrémité libre du sparadrap et, s'en servant comme d'un manche, on fait pivoter l'élytre sur son articulation et on la place perpendiculairement à l'axe du corps, ainsi que cela est indiqué sur la figure 2. On exerce une faible pression sur le sparadrap qui se colle alors au verre et maintient l'élytre dans la position où on l'a mise.

L'aile, repliée sur elle-même, reste en général appliquée contre la face dorsale de l'abdomen. Pour l'étudier, on peut l'étendre avec un fin pinceau; mais il est préférable de patienter pendant quelques minutes et d'attendre qu'elle se déplie spontanément, lorsque

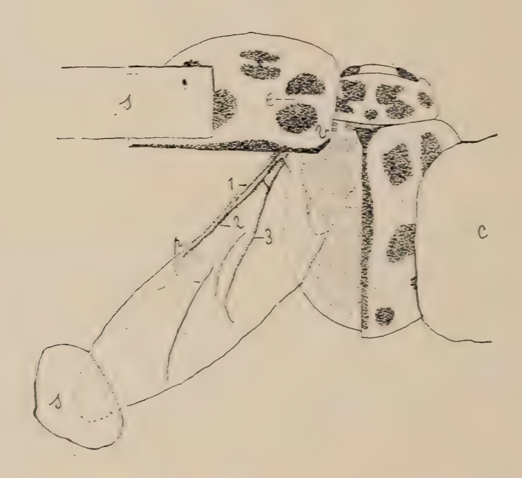


Fig. 2.
Coccinelle avec élytre et aile étalées.
(voir dans le texte la désignation des lettres et chiffres)

la Coccinelle la fera bouger. On la pousse alors avec un pinceau, à l'endroit qui convient et on en fixe l'extrémité au moyen d'un morceau de sparadrap (fig. 2).

La Coccinelle étant ainsi disposée, on peut facilement observer au microscope son élytre et son aile.

Quand rien d'anormal n'est survenu, on constate que, malgré cette manipulation, la Coccinelle se porte bien. Elle déplace ses pattes et ses antennes et on la voit respirer.

La face dorsale de l'abdomen est convexe et elle est le siège de faibles mouvements ondulatoires d'élévation et d'abaissement — surtout aux régions latérales de la face dorsale du premier segment.

Lorsque tel est le cas, on est à peu près sûr que l'expérience a réussi et l'on peut généralement observer tout de suite la circulation du sang.

Pour cela, il faut se servir d'un objectif de puissance moyenne, par exemple l'objectif 3 de Leitz qui, avec l'oculaire I, procure un grossissement d'environ 90 fois. Il est nécessaire d'avoir une lumière assez intense: grand jour blanc ou lumière électrique.

Voici à présent ce que l'on peut voir, quand l'expérience réussit et que les circonstances sont favorables.

Lorsqu'on observe une élytre de Coccinelle à la lumière transmise, on constate que, d'une manière générale, elle n'est pas transparente. Outre les grandes taches noires, l'élytre présente une quantité de petits amas opaques blancs-roses qui se touchent les uns les autres. Cependant, par-ci, par-là, il y a entre eux de petites places inoccupées qui, elles, sont transparentes. On en observe à peu près toujours quelques-unes autour des deux taches noires qui sont à la base de l'élytre et dans l'espace *e* situé entre ces taches (fig. 2).

A ces endroits transparents, on voit le sang circuler d'une manière régulière et rapide; il se dirige vers le bord interne de l'élytre. Chez certains sujets, chez lesquels les places transparentes étaient particulièrement nombreuses, il m'est arrivé plusieurs fois d'observer un déplacement général du sang, dans toute la largeur de l'élytre. Il coulait régulièrement, en formant une nappe qui se mouvait du bord externe au bord interne.

Si l'on examine le pédicule d'insertion de l'élytre, on aperçoit deux vaisseaux *v*, placés l'un près de l'autre, dans lesquels le sang se meut avec rapidité. On constate que, dans celui qui est en avant, le courant sanguin vient du corps et entre dans l'élytre, tandis que, dans l'autre, il sort de celle-ci et se dirige vers le corps.

Dans l'aile, le sang circule à l'intérieur des principales nervures (voir figure 2 et surtout figure 3).

Celle qui se trouve au bord antérieur (1 figs. 2 et 3) est occupée par un courant venant du corps. Il atteint la tache noirâtre (appelée ptérostigma, *p* figs. 2 et 3), qui est un espace clos dans lequel le sang est déversé et dans lequel parfois, on le voit tourbillonner. Il en repart par la deuxième nervure longitudinale 2 — qui, vers

le ptérostigma, est accolée à celle par laquelle il est venu — et rentre dans la cavité du corps par deux voies; parce que, vers la base de cette nervure 2, une partie du courant s'engage dans un canal transversal *t* qui rejoint la troisième nervure longitudinale 3. C'est par la base de celle-ci que cette partie du courant rentre dans le corps.

Nous avons indiqué par des flèches (fig. 3) la direction du cours du sang. Celui-ci ne se déplace pas d'une façon régulière et continue. On le voit couler rapidement pendant un certain temps, puis il s'arrête, rétrograde lentement un peu et, tout à coup, repart vivement dans sa direction première. Ces « à-coups » coïncident avec les mouvements respiratoires.

A la base de la nervure 2, la flèche indique deux directions.

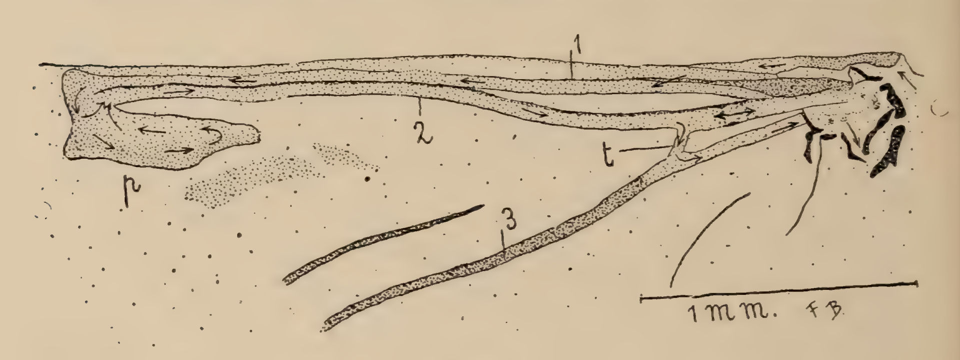


Fig. 3.
Circulation du sang dans l'aile de la Coccinelle
(voir dans le texte la désignation des lettres et chiffres)

En effet, dans cette partie de la nervure, le courant sanguin se dirige généralement vers le corps; mais, par moments, il se renverse, gagne le canal *t* et, par celui-ci, la base de la nervure 3.

Si l'on compare cette figure à celle dans laquelle nous avons représenté [1] la circulation du sang dans l'aile du *Dytiscus marginalis*, on constate que, chez la coccinelle, le réseau des nervures que parcourt le sang est beaucoup moins compliqué et étendu que cela n'est le cas chez le Dytique.

Mais si, chez ce dernier Insecte, la circulation du sang dans l'aile est plus parfaite, elle est, par contre, très difficile à observer;

[1] Archives de Zoologie expérimentale et générale, t. 55, p. 358. Paris, 1916.

je n'ai pu la constater que dans quelques rares circonstances et pendant quelques minutes seulement.

Il n'en est pas de même chez la Coccinelle.

En général, sur les sujets préparés de la manière que nous avons indiquée et lorsque tout va bien, le sang continue à circuler sans interruption dans les nervures pendant plusieurs heures et même souvent, pendant plusieurs jours.

Dans la suite, au bout d'un temps variable (plusieurs heures ou plusieurs jours!), la circulation devient incoordonnée — surtout dans les nervures 1 et 2. Le sang exécute des mouvements de va et vient qui n'ont plus de prédominance dans une direction donnée; ils deviennent de plus en plus faibles et espacés, puis ils cessent. Les mouvements respiratoires diminuent, puis s'arrêtent. L'abdomen s'aplatit et l'insecte ne tarde pas à mourir.

Cependant, la Coccinelle ne se comporte pas toujours, à la suite de l'opération, aussi bien que nous venons de le décrire.

Quoiqu'elle soit vivante et qu'elle agite ses pattes et ses antennes, parfois, elle ne respire pas. La face dorsale de l'abdomen est immobile et souvent elle est aplatie. L'Insecte peut rester dans cet état de torpeur pendant plusieurs jours avant de mourir.

Dans ce cas, on peut parfois observer la circulation du sang dans les élytres, mais il est inutile d'essayer de la voir dans les ailes.

J'ai cherché à déterminer quelles étaient les circonstances qui amenaient cet état ou, au contraire, qui l'empêchaient de se produire. Voici ce que j'ai constaté.

Si, avant l'opération, on fait séjourner la Coccinelle dans un endroit modérément chaud (à une certaine distance d'un radiateur, au soleil, etc.), l'insecte devient actif; il bouge et se promène.

Si on l'opère (anesthésié) lorsqu'il est dans cet état d'activité, il y a beaucoup de chances pour que l'expérience réussisse et que, d'emblée, la circulation du sang dans l'aile se manifeste dans toute sa beauté et... pendant plusieurs jours. Une chaleur modérée est donc une circonstance favorable.

Par contre, si l'on opère une Coccinelle peu active, encore à demi engourdie ou trop anesthésiée, il est peu probable qu'on puisse observer la circulation du sang dans les ailes.

Enfin, parmi les circonstances défavorables, je dois signaler que toute fausse manœuvre, toute maladresse, tout accroc survenu

dans le cours de l'opération amène fréquemment l'arrêt de la respiration et cet état d'apathie.

La réussite de l'expérience est donc une affaire de tact et de dextérité — mais elle est possible. Quand on a acquis un peu d'habitude, elle est même certaine.

Cependant, si, après l'opération, la circulation du sang ne se manifeste pas dans les ailes et quoique l'Insecte ne fasse aucun mouvement respiratoire, il ne faut pas considérer l'expérience comme définitivement manquée — surtout si la face dorsale de l'abdomen est restée convexe.

Si l'on expose l'Insecte à la chaleur ou au soleil, il arrive parfois que les mouvements respiratoires reprennent peu à peu, quelques fois seulement au bout d'une demi-heure ou même davantage. S'ils se font normalement, la circulation du sang s'établira dans les ailes.

Mais, dans ce cas, elle ne sera jamais aussi belle et aussi manifeste que lorsqu'on peut l'observer d'emblée, sans qu'il y ait eu d'arrêt provoqué par l'opération.

Lorsqu'on a acquis une certaine habitude dans l'art de manier ces Insectes, on peut apporter une petite variante à cette expérience. Il s'agit de fixer étendues les deux élytres et les deux ailes.

Cette opération est beaucoup plus délicate que la précédente et, souvent, la Coccinelle ne la supporte pas. Cependant, comme, quand elle réussit, elle montre deux phénomènes nouveaux assez importants, il vaut la peine de l'essayer, tout en s'attendant à de nombreux insuccès.

On immobilise l'Insecte, en posant la cire chaude contre sa tête; on fixe ensuite les ailes et les élytres avec du sparadrap, comme nous l'avons indiqué à l'expérience précédente.

Souvent, à la suite de ce traitement, la Coccinelle ne reprend pas ses sens et reste en état d'apathie. Mais, d'autres fois, elle supporte l'opération et on peut observer la circulation du sang dans les élytres et dans les ailes. Cependant, le plus souvent, l'abdomen est immobile et le sang ne circule pas dans les ailes.

Or, chez certains sujets dont le tégument est peu pigmenté, on aperçoit par transparence le vaisseau dorsal et on constate que celui-ci pulse; malgré le fonctionnement de cet organe, la circulation du sang dans les ailes ne réapparaîtra que si l'Insecte se remet assez pour faire des mouvements respiratoires amples et normaux.

Par suite de l'écartement des deux élytres, le scutellum se trouve isolé et incliné en avant. On le voit donc un peu par derrière et par dessous. Dans ces conditions et dans certains cas favorables, on peut constater la présence d'un organe pulsatile mésotergal.

Celui-ci pulse rythmiquement et, par aspiration, contribue à faire circuler le sang dans les élytres. Un petit conduit, dans lequel on voit les globules se déplacer en se dirigeant vers l'organe pulsatile, met en communication ce dernier avec le vaisseau efférent de l'élytre. Cela explique pourquoi, souvent, le sang circule dans les élytres même lorsque l'Insecte ne respire pas et qu'il n'y a aucune circulation visible dans les ailes.

Je dois signaler ici un phénomène qui, au premier abord, paraît assez déconcertant.

Si l'on ampute une élytre — à une Coccinelle ! — et qu'on l'examine immédiatement au microscope, on verra le sang y circuler d'une façon beaucoup plus apparente que cela n'est le cas sur l'Insecte vivant [1]; c'est même la meilleure manière de constater ce phénomène.

Toutefois cette circulation ne dure que quelques instants et elle est un peu incoordonnée. Elle est probablement la conséquence de l'écoulement du liquide par la plaie ou le résultat d'une modification de la tension capillaire à la surface de celle-ci.

En effet, si l'on arrache l'élytre, au lieu de la couper, on n'observe pas ce phénomène. Il en est de même si, lorsqu'on a sectionné l'élytre et qu'on la place sur le porte-objet, on s'arrange de façon que la surface de section trempe dans une goutte d'eau salée. Mais, dès qu'on pompe celle-ci avec un morceau de papier buvard, le sang se met en mouvement dans l'élytre.

Pour ne pas alourdir mon récit et le couper par de continuelles digressions, j'ai évité de donner certains détails et certaines précisions qui sont néanmoins utiles à connaître si l'on veut refaire l'expérience décrite. Je vais les indiquer ici.

Lorsqu'on dispose la Coccinelle sur le porte-objet — surtout si l'on travaille avec la loupe-montée — il arrive, parfois, qu'il se dépose sur les élytres et sur le verre une buée qui empêche la cire d'adhérer. Pour éviter cet inconvénient, je place devant mes

[1] Parce que l'élytre isolée est plus facile à placer et à éclairer d'une façon convenable pour l'examen.

narines un petit tampon de gaze hydrophile, maintenu par une ficelle.

Lorsqu'on saisit le sparadrap pour déplacer l'élytre, il est souvent utile d'amorcer ce mouvement, en introduisant la pointe d'une aiguille entre les élytres, vers leur extrémité. En outre, il faut accompagner le sparadrap avec l'aiguille, afin d'éviter les « à-coups » qui peuvent se produire.

La conformation des élytres varie un peu suivant les sujets.

Chez quelques-uns, les places transparentes sont rares; chez d'autres, elles sont relativement nombreuses.

En ce qui concerne ce fait, je dois signaler un phénomène assez bizarre que j'ai observé sur un certain nombre de Coccinelles.

Parmi celles que j'avais immobilisées, comme cela est indiqué à la figure 2, plusieurs ont vécu vingt jours et même davantage, pendant lesquels la circulation du sang s'est maintenue d'une façon normale dans les ailes et dans les élytres. (Il faut prendre la précaution, dans ce cas, de poser, au moins chaque jour, une goutte d'eau devant la bouche de l'Insecte. Celui-ci l'absorbe aussitôt.)

Or, j'ai constaté que, chez ces Coccinelles, vers la fin de l'expérience, les places transparentes des élytres avaient augmenté en nombre et en étendue — et cela d'une manière bien apparente et, souvent, considérable.

La circulation du sang dans l'élytre devient donc d'autant plus facile à observer que l'expérience dure plus longtemps.

En étudiant ce phénomène, j'ai reconnu que les amas opaques se désagrégeaient peu à peu et que le courant sanguin en entraînait les débris. On pourrait donc supposer qu'il s'agit là de tissus de réserve qui sont repris par le sang, lorsque l'Insecte est soumis à un long jeûne.

Il en est de même pour les nervures des ailes. Chez certains sujets, les nervures sont admirablement transparentes et le phénomène de la circulation du sang est vraiment beau à voir. Mais, chez d'autres, les nervures contiennent un tissu graisseux jaune-rougeâtre qui les obstrue en partie et rend la circulation difficile à observer.

Ce tissu forme des sortes de languettes qui flottent dans la cavité de la nervure, et le sang, par son mouvement, les déplace et, parfois, en emporte de petits fragments.

Enfin, je signalerai que, plusieurs fois, j'ai eu l'occasion de constater que le sang circule aussi dans les nervures, lorsque les ailes sont repliées.

Après avoir fait, sur la Coccinelle, les observations que je viens de décrire, j'ai pensé qu'avec la même technique je pourrais constater sur les représentants d'autres espèces des phénomènes semblables.

J'ai donc expérimenté sur divers Insectes qui me sont tombés sous la main, entre autres sur le Hanneton, le Taupin, le *Cassida deflorata*, la Galéruque de l'orme, le Téléphore, le *Malachius* bronzé, la *Cetonia hirtella*, le *Clytus arietis* et sur d'autres encore dont les noms me sont inconnus.

Une fois, chez la Galéruque, et une fois chez la *Cetonia hirtella*, j'ai vu pendant près d'une heure le sang circuler dans les nervures des ailes, â peu près comme il le fait dans celles de la Coccinelle — cependant d'une façon moins intense et moins nette.

Chez les autres Insectes, j'ai observé, parfois, des globules isolés se déplaçant, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, dans certaines nervures (ce qui montre que celles-ci sont creuses et que le sang peut et doit y circuler), mais je n'y ai jamais constaté une véritable circulation sanguine.

Je ne suis pas encore arrivé à comprendre la raison de ce fait: Pourquoi le sang ne circule-t-il dans les ailes des Insectes qu'à de certains moments et pourquoi, d'une manière générale, ce phénomène est-il si difficile à constater... sauf chez la Coccinelle — chez laquelle, du reste, il fait aussi parfois défaut ?

Si, à l'exception de la Coccinelle, les différents Insectes sur lesquels j'ai expérimenté ne m'ont donné que des résultats négatifs en ce qui concerne l'étude de la circulation du sang dans les ailes, j'ai trouvé, par contre, dans la Galéruque de l'orme (*Galeruca crategi* L.) un sujet chez lequel l'action de l'organe pulsatile mésotergal sur la circulation du sang dans les élytres est particulièrement facile à constater.

Chez la Galéruque, le tégument du scutellum est suffisamment transparent pour qu'on puisse voir les mouvements de l'organe pulsatile sous-jacent.

D'autre part, lorsque l'Insecte est immobilisé et arrangé comme cela est indiqué pour la Coccinelle à la figure 2, le vaisseau qui fait communiquer la base de l'élytre avec l'organe pulsatile est très

apparent et on le voit pulser avec intensité. Il passe, alternativement et rythmiquement, de l'état complètement aplati à celui de vaisseau normal cylindrique.

Les élytres sont opaques et on ne peut y observer la circulation du sang... sauf sur un petit espace le long du bord interne, vers la base de l'élytre. Mais là le tégument est transparent et on voit admirablement bien couler le sang.

Or, il est facile de constater la simultanéité de ces trois phénomènes:

a) l'organe pulsatile mésotergal se contracte;

b) le vaisseau qui lui amène le sang de l'élytre s'aplatit;

c) à l'endroit indiqué de la base de l'élytre, la rapidité du cours du sang augmente, celui-ci se précipitant dans la direction du vaisseau aplati par lequel il sort de l'élytre.

Donc, ce qui met le sang en mouvement dans le cas donné, c'est une aspiration; puisque le sang se meut le plus rapidement dans la direction du vaisseau efférent, lorsque celui-ci est aplati.

Depuis que cet article est écrit, j'ai eu l'occasion d'examiner de nouvelles Galéruques (vers la fin du mois d'août) et j'ai constaté sur ces sujets quelques autres faits.

Les mouvements de l'organe pulsatile mésotergal et ceux du canal sanguin qui y aboutit étaient si peu apparents sur ces Insectes que, si je n'avais observé ces phénomènes auparavant — et d'une manière très nette — sur d'autres objets, je ne les aurais pas remarqués et, surtout, je ne les aurais pas spécialement signalés.

Par contre, chez ces Galéruques, les élytres étaient à tel point transparentes qu'on pouvait y voir circuler le sang aussi bien si ce n'est mieux que cela est le cas sur celles des Coccinelles.

En outre, sur un de ces sujets, j'ai eu la chance de pouvoir observer, pendant plusieurs heures consécutives, une magnifique circulation sanguine dans l'aile. J'ai représenté ce phénomène à la figure 4.

Les deux flèches en trait épais indiquent le courant sanguin latéral du corps qu'on aperçoit à travers la peau mince de cette région. Une partie du sang s'engage dans les nervures 1 et 2 et, avec des mouvements de va et vient, est entraînée dans la direction centrifuge. J'ai schématiquement indiqué cela en mettant à une

extrémité des flèches une plus grosse tête pour signaler le sens du courant prédominant.

Le sang quitte le ptérostigma *p* par la nervure 3 — et non par la nervure 2, comme c'est le cas chez les Coccinelles.

Dans cette nervure 3, le cours est aussi saccadé, mais toujours dans la direction centripète. Il y a quelquefois des pauses, des arrêts, mais le courant ne rétrograde jamais.

Nous savons que, chez les Coccinelles, une partie du courant passe de la nervure 2 dans la nervure 3 par l'intermédiaire de la petite nervure transversale *t*. Chez la Galéruque, je n'ai observé aucun courant dans cette nervure qui, du reste, ne m'a pas paru être creuse.

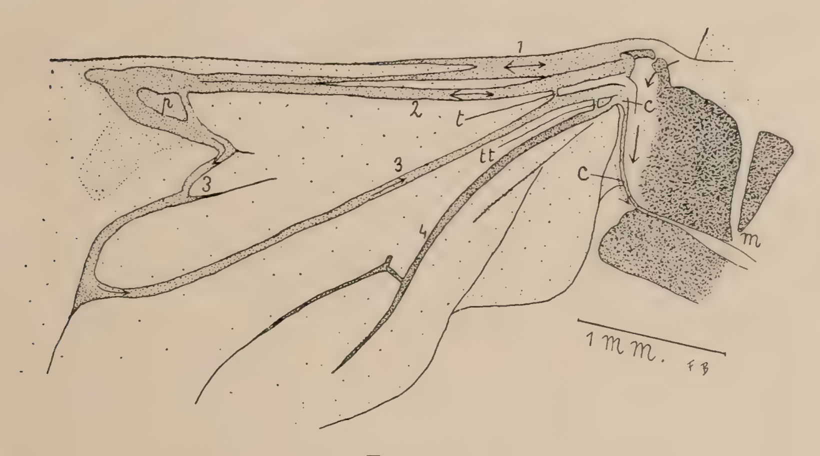


Fig. 4.
Circulation du sang dans l'aile de la Galéruque
(voir dans le texte la désignation des lettres et chiffres)

Par contre, une partie du courant quitte la nervure 3, par une petite nervure transversale *tt*, et s'engage dans la base de la nervure 4.

Ces deux courants (celui de la nervure 3 et celui qui passe par la base de la nervure 4) ne se déversent pas en entier dans le courant latéral du corps. Une partie en tout cas du sang qui les constitue s'engage dans un petit canal *c* qui aboutit au bord postérieur du métatergum *m*.

Il est probable que ce vaisseau *c* — dans lequel on voit le sang circuler dans la direction indiquée par la flèche en points — est le canal d'aspiration d'un organe pulsatile métatergal, ainsi que

cela est le cas chez d'autres Insectes. Mais, chez la Galéruque, je n'ai pas réussi à observer cet organe.

La circulation du sang dans l'aile de ce Coléoptère est donc plus compliquée et plus étendue que cela n'est le cas chez les Coccinelles; elle n'atteint cependant pas la complexité de celle que nous avons observée chez les Dytiques.

Je termine en faisant remarquer combien il est difficile d'être exact dans la description de phénomènes biologiques. Ceux-ci, pour des raisons qui nous sont inconnues, peuvent varier suivant les sujets et être modifiés par les circonstances (physiologiques ou ambiantes ! ?).

Pourquoi, chez les Galéruques que j'ai observées à la fin d'avril, le fonctionnement de l'organe pulsatile était-il bien apparent et les élytres étaient-elles opaques ? tandis que, sur les sujets recueillis à la fin d'août, les élytres étaient transparentes et le fonctionnement de l'organe pulsatile indistinct. Et pourquoi n'ai-je pu observer une belle circulation du sang dans l'aile de la Galéruque que chez un seul représentant de ces Insectes, tandis que, chez les Coccinelles, ce phénomène est beaucoup plus fréquemment observable ?

LISTE DES TRAVAUX DE L'AUTEUR SUR LA CIRCULATION DU SANG CHEZ LES INSECTES

1909. *Sur l'organe pulsatile observé dans les pattes des Hémiptères aquatiques.* Annales de Biologie lacustre, Bruxelles, t. IV, p. 32-41, 4 figs.

1916. *Nouvelles observations biologiques et physiologiques sur les Dyticidés. Etude anatomique et physiologique de deux organes pulsatiles aspirateurs, destinés à faciliter la circulation du sang dans les ailes et dans les élytres, chez les Dytiques et chez divers autres Insectes.* Archives de Zoologie expérimentale et générale, Paris, t. LV, p. 347-373, 11 figs.

1919. *Les organes pulsatiles méso- et métatergaux des Lépidoptères.* Ibid., Paris, t. LVIII, p. 149-171, 8 figs.

1917. *Etude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes.* 1re note: *Le Dyticus marginalis.* Ibid., Paris, t. LVI, p. 347-358, 3 figs.

1917. Même titre. 2me note: *Les larves des Odonates.* Ibid., t. LVI, p. 445-490, 21 figs.

1920. Même titre. 3me note: *Le Sphinx convolvuli.* Ibid., t. LX, p. 1-45, 20 figs.

1921. Même titre. 4me note: *La Vespa Crabro.* Annales Soc. entom. France, Paris, vol. LXXXIX, p. 209-232, 8 figs.

1922. Même titre. 5me note: *La Periplaneta orientalis.* Ibid., vol. XCI, p. 156-164, 1 fig.

Tome 36, nº 21. — Décembre 1929.

Süd-indische Skorpione, Chelonethi und Opilioniden

von

C. Fr. ROEWER

Bremen.

Mit 13 Textfiguren.

Herr Dr. J. CARL, in Genf, übergab mit zur Bearbeitung, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen mir erlaube, die reiche Ausbeute an Opilioniden, zusammen mit etlichen Skorpionen und Chelonethi, die er und Herr Dr. K. ESCHER (Zürich) im Winter 1926-27 auf der „Schweizerischen Zoologischen Expedition nach Süd-Indien" in den drei Gebirgsmassiven Nilgiris, Anaimalai-Hills und Palni-Hills gesammelt haben.

Die Skorpione dieser Ausbeute sind an Arten und Exemplaren nicht zahlreich. Es sind die in Vorder-Indien weit verbreiteten Arten, deren eine (*Isometrus maculatus* Geer) sogar kosmopolitisch ist. Die weiter unten aufgeführten Arten wurden bestimmt nach: KRÆPELIN, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, Lief. 8, 1899. Die vorliegenden Chelonethi gehören sämtlich zu der einen Art, *Chelifer indicus* With, und stimmen in jeder Hinsicht mit der Originaldiagnose WITH's 1906 (l. c.) überein.

Bei weitem am zahlreichsten waren in dieser Sammlung die Opiliones vertreten, von deren drei Unterordnungen die *Cyphophthalmi*, wie zu erwarten, ganz fehlen, während die *Laniatores* und *Palpatores* in fast gleicher Zahl, zu je etwa hundert Exemplaren, vorliegen. Die beiden für Süd-Ost-Asien charakteristischen Familien der Lanatiores, die *Phalangodidae* und *Assamiidae*,

finden sich auch in dieser Ausbeute und zwar erstere viel weniger zahlreich als letztere. Die *Phalangodidae* haben ja ihre Verbreitung über die ganze Erde, mit Ausnahme der polaren Gegenden; ihre in Mittel- und Süd-Afrika sowie Süd-Ost-Asien heimische Subfamilie *Biantinae* stellt auch in Dr. Carl's Sammlung 3 Arten, von denen zwei als neu anzusprechen sind. Die andere hier vertretene Subfamilie der *Phalangodidae*, die *Podoctinae*, ist für Ost-Asien charakteristisch; ihr Verbreitungsgebiet reicht von den Seychellen über Ceylon, Süd-Indien, Hinter-Indien und die Sunda-Inseln bis nach Australien (Neu-Pommern) und Formosa. Hier liegen aus den 3 süd-indischen Gebirgsmassiven 4 Gattungen vor, von denen 2 als neu zu erachten sind.

Wesentlich reichhaltiger als an *Phalangodidae* ist diese Ausbeute an *Assamiidae*, von deren 3 Subfamilien die der *Dampetrinae* (mit 3-gliedrigem Endabschnitt des 1. Tarsus), wie zu erwarten, für Süd-Indien ganz ausfällt, während die beiden anderen Subfamilien, *Assamiinae* und *Trionyxellinae*, durch zahlreiche Gattungen und Arten hervortreten. Die mit einem Pseudonychium am 3. und 4. Tarsus ausgestatteten *Trionyxellinae* habe ich bisher aus West-Afrika in zwei Gattungen und aus Ceylon und Süd-Indien in 5 Gattungen nachweisen können. Die gegenwärtige Ausbeute bestätigt die Verbreitung dieser Subfamilie durch reichliche Vertreter der schon bekannten, sowie durch 3 neue Gattungen. Das weite Gebiet der asiatischen *Assamiidae* (indo-malayische Region) besitzt Angehörige der *Trionyxellinae* eben nur in Ceylon und dem südlichen gebirgigen Teil Vorder-Indiens, wo sie neben der über ganz Vorder- und Hinter-Indien sowie tropisches und südliches Afrika sich ausbreitenden Subfamilie der *Assamiinae* (mit 2-gliedrigem Endabschnitte des 1. Tarsus und 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium) vorkommen. Auch letztere sind in der Carl'schen Sammlung mit einer Anzahl von Arten und Gattungen vertreten, von denen 7 neu sind.

Besonders reichlich finden sich in dieser Sammlung die Palpatores mit der einzig in Betracht kommenden Subfamilie der *Phalangiidae*, den *Gagrellinae*, die mit etwa 100 Stück vertreten sind. Unter diesen ist eine neue Gattung (*Palniella)* festzustellen, neben einer Anzahl neuer Arten schon bekannter Gattungen. Bei ihnen tritt besonders die für Ceylon und Süd-Vorder-Indien charakteristische Gattung *Strandia* hervor, deren bisher bekannte Arten in zahl-

reichen Stücken vorliegen, zu denen eine neue Art in ebenfalls zahlreichen Stücken hinzukommt.

Ueber die vertikale Verbreitung der einzelnen Arten, Gattungen oder gar Familien lässt sich bei Durchsicht der verschiedenen Fundorte, die für die gleichen Arten in allen 3 süd-indischen Gebirgsmassiven in 900 bis 2400 Meter liegen, nichts Wesentliches und Eindeutiges sagen. Es scheint keine Art, weder der Laniatores noch der Palpatores, an bestimmte Meereshöhen gebunden zu sein.

Ord. SKORPIONES.

Fam. Buthidae Sim.

Subfam. Buthinae Kræpl.

Buthus grammurus Thor.

1889. Thorell, in: Ann. Mus. Genova XXVII, p. 567.
1899. Kræpelin, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, 8. Lfg., p. 20.

Diese aus Vorder-Indien (Bombay, Punjab) genannte Art liegt vor aus:

Coimbatore, Ebene zwischen Nilgiris und Anaimalais, 2 (♂, ♀), unter Steinen, im Ödland:

Subfam. Centrurinae.

Isometrus maculatus (Geer).

1778. Geer, Mém. Hist. Ins. VII, p. 346.
1899. Kræpelin, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, 8. Lfg., p. 66.

Diese kosmopolitisch über alle Erdteile und Inseln der tropischen und subtropischen Zone verbreitete Art findet sich in dieser Ausbeute von folgenden Fundorten:

Nilgiris: Masnigudi, trockener Busch, 900-1000 M., (5 ♂, ♀).

Anaimalai-Hills: Attakatti, trockene Standorte, 900-1000 M., 1 ♂, 7 ♀.

Ceylon: Peradeniya, 2 ♀.

Fam. Skorpionidae Poc.

Subfam. Skorpioninae Poc.

Heteromerus swammerdami Sim.

1872. Simon, in: Rev. Mag. Zool., ser. 2, XXIII, p. 56.
1899. Kræpelin, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, 8. Lfg., p. 112.

Diese Art wird von der Ostküste Vorder-Indiens, von Bengalen bis zur Südspitze, und von Ceylon angegeben; sie liegt hier vor von:

Coimbatore (Ebene zwischen Nilgiris und Anaimalais) 1 ♀.

Heteromerus indus (Geer).

1778. *Skorpio indus.* Geer, Mém. Hist. Ins. VII, p. 341.
1899. *Heteromerus indus.* Kræpelin, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, 8. Lfg., p. 113.

Weit verbreitet in Vorder- und Hinter-Indien und Ceylon.

Nilgiris: Masnigudi, 900 bis 1000 M. Ebene mit Buschwald, 1 ♀, 1 pull.

Heteromerus phipsoni (Poc.).

1892. *Skorpio phipsoni.* Pocock, in: Journ. Bombay Soc. VII, p. 13.
1899. *Heteromerus phipsoni.* Kræpelin, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, 8. Lfg., p. 114.

Diese aus Vorder-Indien beschriebene Art liegt in dieser Ausbeute vor von:

Nilgiris: Hill-Grove Estate, untere Stufe, 1200 bis 1500 M., unter Steinen 1 ♀. — Mudumalai, Ebene mit Buschwald, 900 bis 1000 M., unter Steinen, 1 ♀.

Anaimalai-Hills: 2 Meilen oberhalb Attakatti, 1100 M., trocken, 2 ♀.

Lower Palni-Hills: Maryland. Westhang über den Reisfeldern, 1550 M., 1 pull.

Heteromerus liurus (Poc.).

1897. *Palamnaeus liurus.* Pocock, in: Journ. Bombay Soc., XI, p. 114.
1899. *Heteromerus liurus.* Kræpelin, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, 8. Lfg., p. 115.

Bisher aus Central-Indien (Gwalior, Bhopal) bekannt, ist diese Art nun auch gefunden in:

Nilgiris: Mudumalai, Ebene mit Buschwald, 900 bis 1000 M., 2 ♀.

Subfam. Ischnurinae Poc.

Iomachus laeviceps (Poc.).

1890. *Homurus laeviceps.* Pocock, in: Ann. Nat. Hist. ser. 6, V, p. 242.
1899. *Jomachus laeviceps.* Kræpelin, *Skorpiones*, in: Das Tierreich, 8. Lfg., p. 156.

Die Heimat dieser Art ist das südliche Vorder-Indien (Madras, Coimbatore); sie findet sich hier von:

Nilgiris: Hill-Grove Estate, 1200 bis 1500 M., unter Steinen, 6 (♂, ♀, pull.).

Anaimalai-Hills: Attakatti, Shola am Ibex-Hill, 1050 M., unter Holz, 1 ♀.

Upper Palni-Hills: Kukkal, 2000 M., Halde unter Steinen, 13 (♂, ♀, pull.).

Lower Palni-Hills: Tandikudi, 1450 m., 2 ♀.

Ord. CHELONETHI.

Fam. Cheliferidae Hagen.

Subfam. Cheliferinae Simon.

Chelifer indicus With.

1906. With, in: Mém. Acad. Roy. Sc. Danemark, sér. 7, III, Nº 1, p. 194, Taf. 4, fig. 10 *a-d*.

Nilgiris: Coonoor, 1800 m., Urwald, 1 ♀ — Hill-Grove,

1200 bis 1500 M., 4 (♂, ♀) — Oberhalb Hill-Grove, unter Bananenblatt, 1 ♀.

Anaimalai-Hills: Valparai, 1100-1300 M., unter modernden Stämmen; 5 (♂, ♀).

Palni-Hills: Kodaikanal, 2000 bis 2200 M., 1 ♀.

WITH's Typus war ein einziges Weibchen von Vellore, bei Madras.

Ord. OPILIONES.

Sub-Ord. LANIATORES Thor.

Fam. PHALANGODIDAE Sim.

Subfam. BIANTINAE Rwr.

Gen. *Biantes* Sim.

1885. *Biantes* (part). SIMON, in: Bull. Soc. Zool. France, X, p. 25.
1914. *Biantes.* RŒWER, in: Arch. Naturg. LXXX, Heft 9, p. 119.
1915. *Biantes.* RŒWER, *Weberknechte der Erde*, p. 130.

Biantes conspersus Rwr.

1927. RŒWER, in: Abh. Nat. Ver. Bremen, XXVI, Heft 2, p. 299.

Ein Weibchen dieser Art ist aus Bombay bekannt; hier liegt ein Weibchen vor von:

Nilgiris: Dodabetta, Bergrücken bei 2400 M.

Biantes quadrituberculatus nov. spec.

Anaimalai-Hills: Attakatti, 900 bis 1000 M., trocken; 2 Stück. Typus im Mus. Genf.

Länge des Körpers 3, des Palpus 5, des 1. bis 4. Beines 4, 7, 5, 6mm. Stirnrand des Carapax über den Cheliceren ausgebuchtet, unbewehrt. Fläche des Carapax, des hochgewölbten Scutums und der freien Tergite des Abdomens sowie seiner Sternite und der 1.–4. Coxa gleichmässig fein bekörnelt, doch auf der dritten und vierten Area des Scutums mit je einem mittleren Paare schwacher, undeutlich hervortretender Tuberkeln; Scutum-Seitenrand mit zwei Körnchen-Längsreihen. Der dorsale Buckel des 1. Chelicerengliedes glatt-glänzend. Palpen: Coxa

dorsal mit 2 basalen Körnchen; Trochanter unbewehrt; Femur ventral-medial im basalen Drittel mit einem sehr schwachen Stachel; Patella medial-apical mit einem schwachen Stachel; Tibia ventral-medial mit 2 und ventral-lateral mit 3 Stacheln; Tarsus ventral jederseits mit je 2 Stacheln. — Beine unbewehrt, glatt; Zahl der Tarsenglieder 3, 5, 5, 5; Endabschnitt des ersten Tarsus 2- und des zweiten Tarsus 3-gliedrig; 3. und 4. Tarsus mit dichter Scopula und einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Färbung des Körpers rostbraun; Cheliceren rostgelb; Beine und Palpen schwarz.

Biantes carli nov. spec.

Palni-Hills: Pumbarai, kleine Shola, 1800 M., 1 Stück; Typus im Museum Genf. Mariyanshola, 2300 M., 4 Stück; Cotypus im Museum Genf.

Länge des Körpers 3, des Palpus 5, des 1. bis 4. Beines 3 ½, 7, 4, 5½^{mm}. Stirnrand des Carapax mit flachem Mediankegel. Fläche des Carapax, des flachgewölbten Scutums, der freien Tergite und Sternite des Abdomens sowie der 1. bis 4. Coxa gleichmässig fein bekörnelt; Areae des Scutums ohne Spuren mittlerer Tuberkelpaare oder gröberer Körnchen-Querreihen; Scutum-Seitenrand mit 2 Körnchen-Längsreihen. Der dorsale Buckel des 1. Cheliceren-gliedes glatt. Palpen: Coxa dorsal-basal mit 2 Körnchen; Trochanter ventral mit einem kleinen, blanken Höckerchen; Femur ventral-medial im basalen Drittel mit einem schwachen Stachel; Patella medial-apical mit einem Stachel; Tibia ventral-medial mit 2 und ventral-lateral mit 3 Stacheln; Tarsus ventral jederseits mit je 2 Stacheln. Beine unbewehrt, glatt; Zahl der Tarsenglieder 3, 5, 5, ,5; Endabschnitt des 1. Tarsus 2-, des 2. Tarsus 3-gliedrig; 3. und 4. Tarsus mit dichter Scopula und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Färbung des Körpers dunkelbraun bis schwarzbraun; Cheliceren rostgelb, Beine und Palpen schwarz.

Subfam. Podoctinae Rwr.

Bistota horrida Rwr.

1927. Rœwer, in: Abh. Nat. Ver. Bremen XXVI, Heft 2, p. 322.

Bisher nur in je 1 ♂ und ♀ bekannt aus Bombay.

Anaimalai-Hills: Valparai, 1000-1300 M., 2 Exemplare.

Pumbaraius kempi Rwr.

1927. Rœwer, in: Abh. Nat. Ver. Bremen XXVI, Heft 2, p. 324.

Bis jetzt waren nur 2 ♂ von den Palni-Hills (Pumbarai) bekannt; reichlicher findet sich die Art in dieser Sammlung von:

Anaimalai-Hills: Attakatti, trocken 900-1000 M. 9 (♂, ♀).

Palni-Hills: Pumbarai, Wald, 1800 M., 3 (♂, ♀).

Lower-Palni Hills: Maryland, 1550 M., 1 ♀.

Tandikudius nov. gen.

Zwischen den beiden Augenhügeln mit einem basal breiten, unmittelbar aus dem Carapaxfrontalrande aufsteigenden, medianen Kegeldorn, der weder hinten-median noch jederseits Gabeldörnchen trägt und in eine scharfe, schlanke, schräg nach vorn gerichtete Spitze ausläuft (Unterschied von der Gattung *Baso*, aus Sumatra). — Scutum mit 5 Querfurchen; 1. Area mit schwach angedeuteter, medianer Längsfurche; hintere Carapaxfläche wie 1. und 3. Area

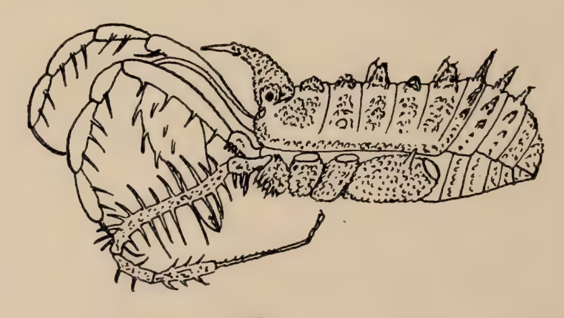


Fig. 1.

Tandikudius rugosus, n.g., n.sp. ♂.

Linke Seitenansicht des Körpers mit Cheliceren und Palpen und linkem 1. Bein.

des Scutums mit je einem mittleren stumpfen, breiten Warzenhöcker, 2. und 4. Area mit je einem mittleren Paare grösserer Kegelhöcker; 5. Area (= Scutumhinterrand) und 1. und 2. freies Tergit des Abdomens mit je einer Querreihe aus 5 Kegeldornen, deren

medianer jeweils der grösste ist; 3. freies Tergit und Operculum anale unbewehrt. — Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmensternit verborgen. — Palpen an allen Gliedern bestachelt. 1. Bein: Trochanter bis Tibia dorsal und ventral bestachelt; 2. bis 4. Bein lang und dünn, unbewehrt; Zahl der Tarsenglieder 3, 5, 5, 5; Endabschnitt des 1. und 2. Tarsus jeweils 2-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Scopula und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Tandikudius rugosus nov. spec.

Lower Palni-Hills: Tandikudi, 1200-1450 M., 3 ♀; Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 4, des 1. bis 4. Beines 7, 12, 8, 11mm.

Frontalrand des Carapax bis zu den Augenhügeln hin mit einer Reihe grober Körnchen; der Kegeldorn zwischen den beiden Augenhügeln basal sehr dick und überall dicht und grob regellos bekörnelt. Fläche des Carapax hinter diesem Kegeldorn mit einem mittleren Warzenhöckerpaar und lateral, von diesem Paar wohl gesondert, mit einem Felde grober Körnchen. 1. und 3. Area des Scutums ebenso wie die Carapaxfläche bewehrt und bekörnelt; 2. und 4. Area mit je einem mittleren grösseren, rauh bekörnelten Kelgelhöcker und lateral davon grob bekörnelt; Scutumseitenrand regellos dicht bekörnelt. Scutumhinterrand (= 5. Area des Scutums) und 1. und 2. freies Tergit des Abdomens mit je einer Querreihe grober Körnchen, aus denen jeweils 5 Kegeldornen, deren medianer am grössten ist, hervortreten; 3. freies Tergit und Operculum anale regellos dicht und grob bekörnelt. Freie Sternite des Abdomens mit je einer Körnchen-Querreihe; Fläche der 1. bis 4. Coxa dicht und grob bekörnelt, 1. Coxa am Vorderrand mit einer Reihe starker, stumpfer Dörnchen; 4. Coxa dorsal-apical mit einem aufrechten, stumpfen Kegeldorn.— Cheliceren beim ♂: 1. Glied walzenförmig, dorsal ganz glatt, abwärts gekrümmt, ventral jederseits mit 2 bis 4 kräftigen Dörnchen; 2. Glied frontal mit einem starken, nach unten gerichteten Dörnchen besetzt; die Scheeren basal weit klaffend und sich nur an der Spitze mit einigen Zähnchen ihrer Schneide berührend. Palpen: Trochanter ventral mit 4 Stacheln; Femur basal nicht breiter als apical, ventral mit 4 und medial-apical mit einem Stachel; Patella medial

mit 2 und lateral mit einem Stachel; Tibia ventral jederseits mit je drei Stacheln; Tarsus ventral jederseits mit je 2 Stacheln. 1 Bein: Trochanter ventral mit 3 Stacheln; das S-förmig gekrümmte Femur dorsal mit einer Längsreihe aus 12 bis 14 kräftigen Stacheln und ventral mit einer gleichen Längsreihe von 9 bis 10 Stacheln; Patella ventral-medial mit 2 und lateral mit einem Stachel; Tibia jederseits mit 3 Stacheln, ausserdem alle Glieder bis zum Metatarsus grob bekörnelt. 2. bis 4. Bein vom Trochanter bis Metatarsus grob bekörnelt, sonst unbewehrt; Zahl der Tarsenglieder 3, 3, 5,5.

Färbung des Körpers schmutzig dunkelbraun; 1. Area des Scutums bisweilen jederseits mit einem kleinen, weissen Fleckchen. Der Körper ist dorsal mehr oder minder mit (wohl durch Hautsekret verklebten) Erdteilchen bedeckt. Cheliceren und Palpen rostgelb, schwarz genetzt und glatt glänzend. Beine schmutzig rostgelb, an Femur und Tibia mit je 2 dunkleren Ringflecken.

Vandaravua nov. gen.

Zwischen den beiden Augenhügeln mit einem basal breiten, unmittelbar aus dem Carapaxfrontalrand aufsteigenden medianen Kegeldorn, der weder hinten-median noch jederseits Gabeldörnchen trägt und in eine scharfe, schlanke, schräg nach vorn gerichtete Spitze ausläuft. Scutum mit 5 Querfurchen; 1. Area mit schwach angedeuteter medianer Längsfurche; hintere Carapaxfläche unbewehrt, ebenso 1. Area des Scutums; 2. und 4. Area mit je einem mittleren Dornpaar; 3. Area mit einem mittleren Tuberkelnpaar; 5. Area mit 3 mittleren Kegeldornen, deren medianer am grössten ist; 1. und 2. freies Tergit des Abdomens mit je einem medianen kurzen Kegeldorn. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmen-Sternit verborgen. Palpen an allen Gliedern bestachelt. 1. Bein: Trochanter bis Tibia dorsal und ventral bestachelt; 2. bis 4. Bein lang und dünn, unbewehrt; Zahl der Tarsenglieder 3, 4, 5, 5; Endabschnitt des 1. und 2. Tarsus jeweils 2-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Scopula und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen. Sekundäre Geschlechtsmerkmale des ♂ an den Cheliceren entwickelt.

Von der Gattung *Sibolgia*, aus Sumatra, durch den Augenhügel und die Bewehrung des Carapax unterschieden.

Vandaravua carli nov. spec.

Upper Palni-Hills: Vandaravu, 2350 M., 2 (♂, ♀), Typus im Museum Genf; Kukkal Shola, 2000 M., 1 ♂, 2 pulli.

Länge des Körpers 4, des 1. bis 4. Beines 6, 11, 8, 11^{mm}.

Frontalrand des Carapax bis zu den Augenhügeln hin mit einer Reihe grober Körnchen. Der Kegeldorn zwischen den beiden Augenhügeln basal sehr dick und überall dicht und grob regellos bekörnelt. Fläche des Carapax lateral dicht und grob bekörnelt; doch bleibt medial hinter dem grossen Kegeldorn eine blanke Fläche frei. 1. bis 3. Area des Scutums lateral neben dem dicht und regellos bekörnelten Scutumseitenrand blank und glatt, doch neben dem mittleren Paare rauher Dornen (2. und 4. Area) oder Tuberkeln (3. Area) dicht und grob regellos bekörnelt. 5. Area (= Scutumhinterrand) mit 3 mittleren Kegeldornen, deren medianer am grössten ist, und mit einer Körnchen-Querreihe. 1. und 2. freies Tergit des Abdomens mit je einer Körnchen-Querreihe, aus der jeweils ein kurzer medianer Kegeldorn hervortritt. 3. freies Tergit und Operculum anale regellos grob bekörnelt. Freie Sternite des Abdomens mit je einer groben Körnchen-Querreihe; Fläche der 1. bis 4. Coxa dicht und grob regellos bekörnelt; 1. Coxa am Vorderrande mit einer starken Reihe stumpfer Dörnchen besetzt; 4. Coxa dorsal-apical mit einem aufrechten Kegeldorn. Cheliceren beim ♂: 1. Glied walzenartig, abwärts gekrümmt, dorsal ganz glatt, lateral-basal mit 2, und medial-basal mit 3 kräftigen Dörnchen; 2. Glied frontal stark bedornt; die Scheeren basal weit klaffend und sich nur an der Spitze mit einigen Zähnchen ihrer Schneide berührend. Cheliceren des ♀: 1. Glied glatt, mit blankem, dorsalen Apicalbuckel; 2. Glied und Scheeren normal entwickelt. Palpen: Trochanter ventral mit 3 Stacheln; Femur basal

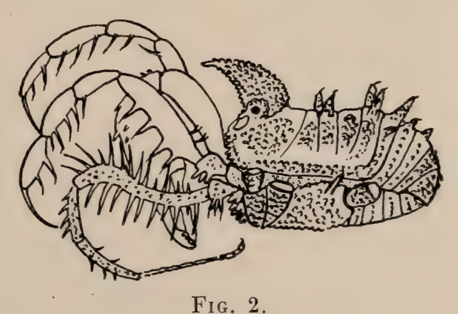


FIG. 2.
Vandaravua carli n.g., n.sp. ♂.
Linke Seitenansicht des Körpers mit Cheliceren und Palpen und linkem 1. Bein.

nicht breiter als apical, ventral mit 4 und medial-apical mit einem Stachel; Patella medial mit 2 und lateral mit einem Stachel; Tibia ventral-lateral mit 4 und ventral-medial mit 3 Stacheln; Tarsus ventral jederseits mit je 2 Stacheln. 1. Bein: Trochanter ventral mit 3 Stacheln; das S-förmig gekrümmte Femur dorsal mit einer Längsreihe aus 12 bis 13 kräftigen Stacheln und ventral mit einer gleichen Längsreihe aus 10 bis 11 Stacheln; Patella ventral-medial mit 3 Stacheln und wie Tibia, — diese ventral-jederseits mit je 2 bis 3 Stacheln -- und Metatarsus grob bekörnelt. 2. bis 4. Bein vom Trochanter bis Metatarsus grob bekörnelt; Zahl der Tarsenglieder 3, 4, 5, 5.

Färbung des Körpers schmutzig rostbraun bis dunkelbraun; 1. Area des Scutums jederseits mit einem runden, weissen Fleckchen; Körper dorsal bisweilen mit Erdreich beklebt. Cheliceren und Palpen rostgelb, schwarz genetzt und glatt glänzend. Beine schmutzig rost-gelb, an Femur und Tibia mit je 2 dunkleren Ringflecken.

Fam. Assamiidae Soer.

Subfam. Trionyxellinae Rwr.

Gen. *Nilgirius* Rwr.

Die Diagnose dieser Gattung, von der ich die eine Art bisher nur in einem Stück vom Nilgiris-Gebirge kannte, muss geändert werden. Nach dem reichlichen Material dieser Ausbeute ist festzustellen, dass der Endabschnitt des 2. Tarsus zumeist 3-gliedrig ist, doch bei einigen Tieren einseitig 4-gliedrig und bei nur zweien beiderseits 4-gliedrig; bei weitem die meisten Tiere haben aber den Endabschnitt des 2. Tarsus beiderseits 3-gliedrig. Auch der dritte Tarsus ist nur selten 7-gliedrig, sondern meistens 6-gliedrig. Da im übrigen alle diese Tiere gleichen Habitus haben und in Bewehrung des Körpers und der Palpen übereinstimmen, so stehe ich nicht an, sie sämtlich zur gleichen Gattung und Art zu ziehen. Die Formel für die Gliedzahl der Beine wäre demnach 5, 10 bis 11, (6-) 7, 7 und der Endabschnitt des 2. Tarsus 3-, selten 4-gliedrig.

Nilgirius scaber Rwr.

1915. Rœwer, in: Arch. Naturg. LXXXI, Heft 3, p. 68.
1923. Rœwer, *Weberknechte der Erde*, p. 217.

Upper Palnis: Kodaikanal, 2000-2200 M., unter Steinen und morschem Holz, 13 (♂, ♀). — Sholas bei Vandaravu, 2350 M., 6 (♂, ♀). — Mariyanshola, 2350 M. 4 (♂, ♀). — Kukkal, 1800-2000 M., Kukkalshola und Kaffeeplantage 6 (♂, ♀).

Trionychiperna nov. gen.

Augenhügel bekörnelt, sonst unbewehrt, im vorderen Drittel des Carapax. Frontalrand des Carapax oben-median unbewehrt. 1. Area des Scutums mit einem mittleren Tuberkelpaar; 2., 3. und 5. Area, sowie 1. bis 3. freies Tergit des Abdomens mit je einem mittleren Dörnchenpaar. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmensternit verborgen. Palpenfemur medial-apical mit einem Dörnchen bewehrt. Beine lang und dünn, unbewehrt; 1. Tarsus 6-gliedrig; 2. bis 4. Tarsus jeweils mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 1. Tarsus 2-, des 2. Tarsus 3-gliedrig; 3. und 4. Tarsus mit grossem Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Trionychiperna carli nov. spec.

Anaimalai-Hills: Attakatti, 900 bis 1000 M. trocken. 2 ♂, 1 ♀. Typus im Museum Genf.

Travancore: Grosser Wald in oberen Vattavadai-Tal. 1 pullus.

Länge des Körpers 5, des 1. bis 4. Beines 13, 17, 17, 26^{mm}.

Augenhügel jederseits bekörnelt; unterer Stirnrand mit 7 Zähnen, von denen der isolierte mediane nur halb so lang ist wie der mediale der lateralen Dreiergruppen und letzterer wieder doppelt so lang als die beiden übrigen seiner Gruppe. Oberer Stirnrand des Carapax wie seine ganze Fläche regellos, doch spärlich bekörnelt. 1. bis 5. Area des Scutums mit je einer Körnchen-Querreihe, aus der auf der ersten Area ein mittleres Tuberkelpaar und auf der 2., 3. und 5. Area je ein mittleres Dörnchenpaar hervortritt; Scutumseitenrand mit einer Körnchen-Längsreihe. Frei Tergite des Abdomens mit je einer Körnchen-Querreihe, aus der jeweils ein mittleres Paar kurzer Dörnchen hervortritt. Freie Sternite des Abdomens mattglatt; 1. Coxa frontal und in der Mittellinie mit je einer Höckerchen-Längsreihe; Fläche der 2. bis 4. Coxa bekörnelt; 4. Coxa dorsal-

lateral mit einigen Körnchen bestreut. Der dorsal-apicale Buckel des ersten Chelicerengliedes glänzend glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen; Femur medial-apical mit einem Dörnchen, dorsal mit einer Längsreihe kleinerer Zähnchen und ventral mit einer Längsreihe gröberer Zähnchen, deren Länge aber den Glieddurchmesser nicht erreicht; Patella des Tarsus dorsal glatt und im übrigen wie üblich bewehrt. Beine lang und dünn, matt-glatt; 1. bis 4. Femur gerade; Zahl der Tarsenglieder 6, 12 bis 15, 7 bis 8, 8 bis 9.

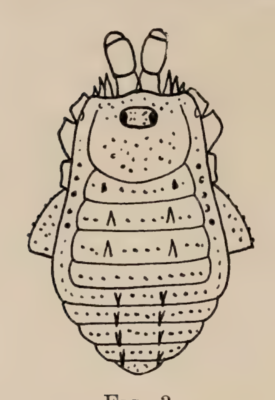


Fig. 3.
Trionychiperna carli n.g. n.sp.
Dorsalansicht des Körpers mit Cheliceren, doch ohne Palpen und Beine.

Färbung des Körpers rost-gelb, dorsal mehr oder minder braun genetzt, ventral einfarbig. Cheliceren und Palpen rost-gelb; Beine rost-braun, die Femora und Tibien mit je einem blasseren Ringfleck kurz vor der Spitze.

Attakattius nov. gen.

Augenhügel grob bekörnelt, sonst unbewehrt, im vorderen Drittel des Carapax. Frontalrand des Carapax oben-medial mit einem schräg-aufrechten Kegelzahn besetzt. 1. bis 5. Area des Scutums und freie Tergite des Abdomens unbewehrt und ohne hervortretende Tuberkel- oder Dörnchenpaare. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der vierten Coxa und dem Stigmensternit verborgen. Palpenfemur medial-apical mit einem Dörnchen bewehrt. Beine dünn, unbewehrt; 1. Tarsus 6-gliedrig, 2. bis 4. Tarsus jeweils mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 1. Tarsus 2-, des 2. Tarsus 4-gliedrig; 3. und 4. Tarsus mit starkem Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Attakattius spinifrons nov. spec.

Anaimalai-Hills: Attakatti, trocken, 900-1000 M., 5 (♂, ♀). Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 4, der Beine 8, 14, 9, 11½mm.

Augenhügel jederseits grob bekörnelt; unterer Stirnrand mit 5 (2 — 1 — 2) Zähnen deren medialer der lateralen Paare doppelt so gross ist wie die übrigen; oberer Stirnrand mit einem schräg aufrechten Kegelzahn besetzt und wie die übrige Fläche des Carapax regellos und spärlich bekörnelt. 1. bis 4. Area des Scutums regellos und spärlich grob bekörnelt; Scutumseitenrand mit zwei Körnchen-Längsreihen; 5. Area (= Scutumhinterrand) und freie Tergite des Abdomens mit je einer groben Körnchen-Querreihe. Freie Sternite des Abdomens mit Spuren je einer Körnchen-Querreihe. Fläche der 1. bis 4. Coxa dicht und gleichmässig bekörnelt. Der dorsal-apicale Buckel des ersten Cheliceren-Gliedes glänzend-glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen; Femur medial-apical mit einem Dörnchen, ventral mit einer vollständigen Längsreihe kurzer Zähnchen, dorsal unbewehrt; Patella bis Tarsus dorsal glatt, im übrigen wie üblich bewehrt. Beine dünn; Femora gerade; Trochanter bis Tibia fein und dicht bekörnelt, sonst unbewehrt; Zahl der Tarsenglieder 6, 13 bis 15, 7, 8.

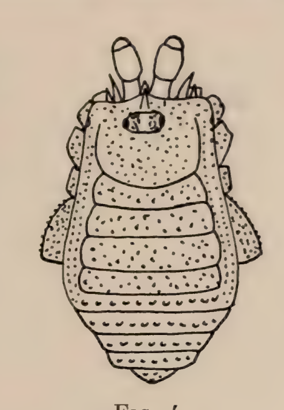


FIG. 4.
Attakattius spinifrons n.g., n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.

Färbung rost-gelb, Körper und Gliedmassen reich schwarzbraun genetzt.

Drugius nov. gen.

Augenhügel grob bekörnelt, sonst unbewehrt, im vorderen Drittel des Carapax. Frontalrand des Carapax oben-median unbewehrt. 1. bis 5. Area des Scutums und freie Tergite des Abdomens unbewehrt und ohne hervortretende Tuberkel- oder Dörnchenpaare. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmensternit verborgen. Palpenfemur medial-apical mit einem Dörnchen bewehrt. Beine dünn, unbewehrt; 1. und 3. Tarsus 6-gliedrig, 2. und 4. Tarsus jeweils mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 1. Tarsus 3-, des

2. Tarsus 4- (selten 5-) gliedrig; 3. und 4. Tarsus mit Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Drugius parvus nov. spec.

Nilgiris: Drug-Estate, 1700 M., 5 (♂, ♀). Typus im Museum Genf. — Alter Nilgiriweg, unterhalb Coonoor, 1600 M., 6 (♂, ♀, pull.). Cotypus im Museum Genf.

Länge des Körpers 2,5 (♂) bis 3 (♀). der Beine 5, 9, 6, 7^{mm}.

Augenhügel dicht und grob regellos bekörnelt; unterer Stirnrand des Carapax mit 5 (2 — 1 — 2) Zähnen, deren lateraler der lateralen Paare halb so gross ist wie der mediale dieser Paare und ebenso gross wie der mediane einzelne; oberer Stirnrand des Carapax mit einer Körnchen-Querreihe; Fläche des Carapax matt-glatt. 1. bis 5. Area des Scutums und 1. und 2. freies Tergit des Abdomens mit je einer Querreihe grober Körnchen; drittes freies Tergit und Operculum anale regellos grob bekörnelt. Scutumseitenrand mit einer Körnchen-Längsreihe. Freie Sternite des Abdomens mit je einer Körnchen-Querreihe; Fläche der 1. bis 4. Coxa dicht und grob bekörnelt; 1. bis 3. Coxa mit je einer vorderen und hinteren Höckerchen-Randreihe: 4. Coxa auch lateral-dorsal dicht und grob bekörnelt. Der dorsal-apical Buckel des 1. Cheliceregliedes glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit 2. Zähnchen; Femur medial-apical mit einem Dörnchen, ventral und dorsal mit je einer Zähnchen-Längsreihe; Patella bis Tarsus dorsal glatt, im übrigen wie üblich bewehrt. Beine dünn; 1. und 2. Femur gerade, 3. und 4. Femur leicht S-förmig gekrümmt; 1. bis 4. Trochanter bekörnelt; 1. bis 4. Femur bis Tibia nur in Spuren bekörnelt; Zahl der Tarsenglieder 6, 9 bis 13, 6, 7.



FIG. 5.
Drugius parvus n.g., n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.

Färbung des Körpers rost-braun, dorsal und ventral dicht schwarz genetzt; Cheliceren und Palpen blass rost-gelb; Beine schwarz-braun bis auf die blassen Trochanteren.

Opcochina carli nov. spec.

Anaimalai-Hills: Talboden von Valparai, 1200 M., unter morschen Stämmen, 5. III., 2 ♂, 2 ♀. Typus im Museum Genf. — Naduar-Estate, bei Valparai, 1200-1500 M., unter morschem Holz 7. III, 2 ♂, 2 ♀. Cotypus im Museum Genf.

Länge des Körpers 4 (♂) — 4,5 (♀), der Beine 9, 15, 10, 13.

Diese Art stimmt in allem, ausser den unten angegebenen Merkmalen mit der bisher einzigen Art dieser Gattung (*O. gravelyi* Rwr. 1927 in: Abh. Nat. Ver. Bremen, XXVI, Heft 2., p. 347) überein. Sie unterscheidet sich von ihr durch folgende Merkmale:

1. Unterer Stirnrand des Carapax mit 7 (3 — 1 — 3) Zähnchen; das mittlere der lateralen Dreier-Gruppe ist das kürzeste und so lang wie das mediane einzelne.
2. Palpenfemur dorsal ganz glatt und hier nicht bezähnelt.
3. Das apicale Drittel des 1. Metatarsus und die 4 Glieder des Basalabschnittes des 1. Tarsus sind beim Männchen keulig verdickt, ähnlich wie es bisher nur bei *Trionyxella clavipes* Rwr. 1912 (aus Ceylon) gefunden wurde.
4. Färbung des Körpers und der Beine dunkelbraun bis schwarzbraun; Cheliceren und Palpen dunkel-rostbraun.

Subfam. Assamiinae Rwr.

Kodaika nov. gen.

Augenhügel im vorderen Drittel des Carapax, quer-oval, nur bekörnelt und nicht sonderlich bewehrt. Stirnrand des Carapax oben-median mit einem schräg-aufrechten Kegelzahn. 1.-5. Area des Scutums und freie Tergite des Abdomens unbewehrt und ohne hervortretende Tuberkel- oder Dörnchenpaare. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen dem Stigmensternit und der 4. Coxa verborgen. Palpenfemur medial-apical unbewehrt. Beine dünn; 1. Tarsus 4-, 3. Tarsus 5-, und 4. Tarsus 6-gliedrig, 2. Tarsus mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 2. Tarsus 3-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium und mit einfachen, nicht kämmzähnigen Doppelklauen.

Kodaika escheri nov. spec.

Upper-Palnis: Kodaikanal, 2000-2200 M., 4 (♂, ♀, pullus). Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 3 (♂) bis 4 (♀), der Beine 4, 7 ½, 5, 7mm.

Augenhügel jederseits regellos bekörnelt. Unterer Stirnrand des Carapax mit 5 Kegelzähnen, deren medianer nur 1/3 so gross ist wie der mediale der lateralen Paare, letzterer doppelt so lang wie der laterale; Fläche des Carapax fast glatt. 1. bis 5. Area des Scutums und 1. bis 3. freies Tergit des Abdomens jeweils vorn regellos und sehr fein bekörnelt und hinten mit je einer Querreihe grober, stumpfer Körnchen, ohne hervortretende mittlere Paare; Scutumseitenrand mit einer Körnchen-Längsreihe. Freie Sternite des Abdomens mit Spuren je einer Körnchen-Querreihe; Fläche der 1. bis 4. Coxa regellos fein bekörnelt, 4. Coxa dorsal-lateral dicht und regellos grob bekörnelt. Der dorsale Buckel des 1. Chelicerengliedes glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen, Femur medial-apical unbewehrt, dorsal und ventral mit je einer feinen Zähnchen-Längsreihe, Patella bis Tarsus wie üblich bewehrt, dorsal glatt. Beine dünn, unbewehrt, bis zur Tibia in Spuren bekörnelt; 3. und 4. Femur S-förmig gekrümmt; Zahl der Tarsenglieder 4, 7-8, 5, 6.



Fig. 6.
Kodaika escheri n.g., n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.

Färbung des Körpers rost-gelb, dorsal und ventral reich schwarz genetzt, die groben Körnchen des Scutums und der freien Tergite des Abdomens blassgelb; Cheliceren und Palpen blass rost-gelb; Beine schwarz-braun.

Pykara nov. gen.

Augenhügel im vordern Drittel des Carapax, quer-oval, nur bekörnelt und nicht sonderlich bewehrt. Stirnrand des Carapax oben-median mit einem schräg-aufrechten Kegelzahn. 1. bis 4. Area

des Scutums mit je einem hervortretenden mittleren Höckerchenpaar, 5. Area und 1.-3. freies Tergit des Abdomens mit je einem hervortretenden medianen Kegeldörnchen. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen dem Stigmensternit und der 4. Coxa verborgen. Palpenfemur medial-apical unbewehrt. Beine dünn; 1. Tarsus 4-, 3. Tarsus 5- und 4. Tarsus 6-gliedrig, 2. Tarsus mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 2. Tarsus 3-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Pykara coxalis nov. spec.

Nilgiris: Pykara-Gudalur, 900-1000 M., Ebene mit Buschwald. 3 (♂, ♀). Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 5 ½, des 1. bis 4. Beines 7, 10, 7, 9mm.

Augenhügel jederseits bekörnelt. Unterer Stirnrand des Carapax mit 5 Kegelzähnen, deren medianer nur halb so lang ist wie jeder der lateralen Paare; Fläche des Carapax hinter dem Augenhügel bekörnelt, sonst glatt. 1. bis 4. Area des Scutums regellos bekörnelt und mit je einem mittleren Paare stumpfer Höckerchen; Scutumseitenrand mit zwei Körnchen-Längsreihen; 5. Area und 1. bis 3. freies Tergit des Abdomens jeweils mit einer vorderen, feinen und einer hinteren, groben Körnchen-Querreihe, aus welch letzterer je ein medianes Kegeldörnchen hervortritt. Freie Sternite des Abdomens regellos und sehr fein bekörnelt; Fläche der 1. bis 4. Coxa regellos gröber bekörnelt, 4. Coxa dorsal-lateral mit einer Gruppe aus 6 bis 8 schräg-aufrechten, kräftigen Dörnchen. Der dorsale Buckel des 1. Cheliceréngliedes glatt. Palpen: Trochanter und Femur völlig glatt und nirgends bezähnelt; Patella bis Tarsus wie üblich bewehrt, dorsal glatt. Beine dünn, unbewehrt, bis zur Tibia in Spuren bekörnelt; Zahl der Tarsenglieder 4, 9-10, 5, 6.

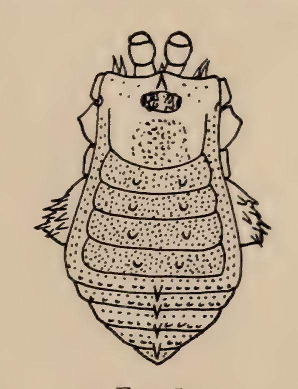


Fig. 7.
Pykara coxalis n.g., n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.

Färbung des Körpers rost-braun, dorsal und ventral schwarz

genetzt; Cheliceren und Palpen etwas blasser als der Körper, Beine rost-braun.

Mudumalus nov. gen.

Augenhügel im vorderen Drittel des Carapax, quer-oval, mit einem Tuberkel-Paar, nicht sonderlich bewehrt. Frontalrand des Carapax oben-median mit einem schräg-aufrechten Kegelzahn. 1. und 4. Area des Scutums unbewehrt; 2., 3. und 5. Area mit je einem mittleren Höckerpaar; freie Tergite des Abdomens unbewehrt. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen dem Stigmensternit und der 4. Coxa verborgen. Palpenfemur medial-apical unbewehrt. Beine unbewehrt; Endabschnitt des 2. Tarsus 3-gliedrig; Zahl der Tarsenglieder 5, mehr als 6 (variabel), 6, mehr als 6 (variabel). 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Mudumalus partialis nov. spec.

Nilgiris: Mudumalai, 900-1000 M., zwischen Nilgiris und Mysore. 2 ♀; Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 5, des 1.-4. Beines 7 ½, 14, 9, 13^{mm}.

Augenhügel regellos bekörnelt, doch mit einem hervortretenden Tuberkelpaar. Unterer Frontalrand des Carapax mit 5 Kegelzähnen, deren medianer nur halb so lang ist wie jedes der beiden stark divergierenden lateralen Paare; oberer Stirnrand des Carapax jederseits des medianen, schräg-aufrechten Kegelzahnes bekörnelt; Fläche des Carapax spärlich bekörnelt, fast glatt. Scutum: 1.-5. Area mit je einer Querreihe spärlicher Körnchen, aus der auf der zweiten, dritten, und fünften Area je ein mittleres Paar stumpfer Höcker hervortritt; Scutumseitenrand mit 2 Körnchen-Längsreihen; 1. freies Tergit des Abdomens mit einer, 2. und 3. freies Tergit mit je 2 groben Körnchen-Querreihen. Freie Sternite des Abdomens matt, glatt;



Fig. 8. *Mudumalus partialis* n.g., n.sp. Dorsalansicht des Körpers.

Fläche der 1.-3. Coxa regellos bekörnelt; 4. Coxa ventral matt-glatt, dorsal-lateral dicht grob bekörnelt. Der dorsale Buckel des 1. Chelicerengliedes glänzend-glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen; Femur medial-apical wie auch dorsal und ventral unbewehrt; Patella unbewehrt, Tibia und Tarsus wie üblich in Form und Bewehrung. Beine dünn, unbewehrt, matt-glatt; Zahl der Tarsenglieder 5, 11-12, 6, 7.

Färbung des Körpers und der Beine schwarz-braun, 1.-4. Coxa rost-braun; Cheliceren und Palpen blass rost-gelb, schwarz genetzt.

Anaimalus nov. gen.

Augenhügel im vorderen Drittel des Carapax, quer-oval, mit einem Tuberkelpaar, nicht sonderlich bewehrt. Stirnrand des Carapax oben-median mit einem schräg-aufrechten Kegelzahn. 1.-5. Area des Scutums und freie Tergite des Abdomens unbewehrt und ohne hervortretende Tuberkel- oder Dörnchenpaare. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmensternit verborgen. Palpenfemur medial-apical unbewehrt. Beine unbewehrt; 1. Tarsus 5-, und 3. Tarsus 6-gliedrig, 2. und 4. Tarsus jeweils mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 2. Tarsus 3-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Anaimalus gibbulus nov. spec.

Anaimalai-Hills: Attakatti, 900-1000 M., trocken. 6 (♂, ♀). Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 5, des 1.-4. Beines 5 ½, 8 ½, 6, 8mm.

Augenhügel regellos bekörnelt, mit einem hervortretenden Tuberkelpaar. Unterer Stirnrand des Carapax mit 5 Kegelzähnen, deren medianer halb so gross ist wie jeder der beiden lateralen Paare; Fläche des Carapax matt-glatt. Scutum: 1.-4. Area lateral regellos fein bekörnelt, medial mit groben, stumpfen, nicht paarweise stehenden Buckelkörnchen regellos bestreut; Scutumseitenrand mit 2 Körnchen-Längsreihen; 5. Area sowie 1.-3. freies Tergit des Abdomens mit je einer vorderen, feinen und einer hinteren, groben Körnchen-Querreihe. Freie Sternite des Abdomens

nur mit Spuren je einer Körnchen-Querreihe; Fläche der 1.-3. Coxa regellos bekörnelt, die der 4. Coxa matt-glatt, doch 4. Coxa dorsal-lateral mit groben Höckerchen bestreut. Der dorsale Buckel des 1. Chelicerengliedes glänzend-glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen, Femur medial-apical unbewehrt, dorsal mit einer Längsreihe winziger Zähnchen, ventral in den basalen 2/3 mit einer Zähnchen-Längsreihe; Patella bis Tarsus wie üblich bewehrt, dorsal glatt. Beine dünn, unbewehrt, matt-glatt; 3. und 4. Femur S-förmig gekrümmt; Zahl der Tarsenglieder 5, 9-12, 6, 7.



Fig. 9.
Anaimalus gibbulus n.g., n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.

Färbung des Körpers dorsal schwarzbraun, ventral etwas heller; Cheliceren, Palpen und Trochanteren der Beine rostgelb, schwarz genetzt; übrige Beinglieder dunkel-braun.

Oppalnia brevipes Rwr.

1927. Roewer, in: Abh. Nat. Ver. Bremen, XXVI, Heft 2, p. 383.

Bisher von Neutral Saddle (Lower Palni-Hills) bekannt, ist diese Art nun auch gefunden in:

Nilgiris: Alter Nilgiriweg, unterhalb Coonoor, 1600 M., 5 (♂, ♀).

Lower-Palnis: Maryland, 1550 M., 3 (♂♀).

Valpara nov. gen.

Augenhügel im vorderen Drittel des Carapax, quer-oval, nur bekörnelt und nicht sonderlich bewehrt. Stirnrand des Carapax oben-median unbewehrt. 1.-5. Area des Scutums und freie Tergite des Abdomens unbewehrt und ohne hervortretende mittlere Tuberkel- oder Dörnchenpaare. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmensternit verborgen. Palpenfemur medial-apical mit einem Dörnchen bewehrt; Beine dünn, unbewehrt; 1. Tarsus 4-, 3. Tarsus 5-, und 4. Tarsus

6-gliedrig, 2. Tarsus mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 2. Tarsus 2-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Valpara albitarsis nov. spec.

A n a i m a l a i - H i l l s : Valparai, 1200-1500 M. 3 ♂. Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 3, des 1.-4. Beines 5, 8, 5 ½, 7mm.

Augenhügel regellos und fein bekörnelt. Unterer Stirnrand des Carapax mit 5 Kegelzähnen, deren laterale doppelt so gross sind wie der mediane. Fläche des Carapax fein und regellos bekörnelt. 1.-4. Area des Scutums regellos bekörnelt; Scutum-seitenrand matt-glatt, nicht bekörnelt; 5. Area des Scutums und 1.-3. freies Tergit des Abdomens mit je einer feinen Körnchen-Querreihe; Fläche der 1.-4. Coxa mit einer mittleren Körnchen-Längsreihe, 4. Coxa dorsal-lateral spärlich bekörnelt. Der dorsale Buckel des 1. Chelicerengliedes glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen; Femur medial-apical mit einem Dörnchen und dorsal glatt und unbewehrt, doch ventral im mittleren Drittel mit einer Längsreihe aus 4-6 Zähnchen; Patella bis Tarsus wie üblich bewehrt und dorsal glatt. Beine dünn, unbewehrt, matt-glatt; 3. und 4. Femur S-förmig gekrümmt; Zahl der Tarsenglieder 4, 7-8, 5, 6.



FIG. 10.
Valpara albitarsis n.g., n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.

Färbung des Körpers dorsal schwarz-braun, die Scutumfurchen blass gelb, besonders die 2. und 3. Querfurche; Abdomen ventral schwarz-braun, rost-gelb genetzt, die Coxen blasser. Cheliceren und Palpen rost-gelb, schwarz genetzt. Beine schwarz-braun, der Endabschnitt des schwarzen 1. bis 4. Tarsus scharf contrastierend, blass-gelb bis weisslich.

Kukkala nov. gen.

Augenhügel im vorderen Drittel des Carapax, quer-oval, bekörnelt und nicht sonderlich bewehrt. Stirnrand des Carapax oben-median

unbewehrt. 1.-5. Area des Scutums und 1.-3. freies Tergit des Abdomens unbewehrt und ohne hervortretende mittlere Tuberkel- oder Dörnchenpaare. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmensternit verborgen. Palpenfemur medial-apical mit einem Dörnchen bewehrt. Beine dünn, unbewehrt; 1. Tarsus 5-, und 3. Tarsus 6-gliedrig, 2. und 4. Tarsus jeweils mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 2. Tarsus 2-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Kukkala trispinifrons nov. spec.

Upper-Palnis: Kukkal, 2000 M., 2 ♂. Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 4 ½, des 1.-4. Beines 6, 9, 6 ½, 7 ½^{mm}.

Augenhügel jederseits bekörnelt. Unterer Stirnrand des Carapax mit nur 3 Kegelzähnen, deren laterale doppelt so gross sind wie der mediane; Fläche des Carapax matt-glatt. 1.-5. Area des Scutums und 1.-3. freies Tergit des Abdomens mit je einer Querreihe weitgestellter Körnchen; Scutumseitenrand glatt. Freie Sternite des Abdomens matt-glatt; Fläche der 1.-3. Coxa mit je einer mittleren Körnchen-Längsreihe; 4. Coxa ventral glatt, ebenso dorsal-lateral. Der dorsale Buckel des 1. Chelicerengliedes glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen; Femur dorsal unbewehrt und glatt, medial-apical mit einem Dörnchen, ventral mit einer vollständigen Zähnchen-Längsreihe; Patella bis Tarsus wie üblich bewehrt und dorsal glatt. Beine dünn, unbewehrt, bis zur Tibia im Spuren bekörnelt; 3. und 4. Femur S-förmig gekrümmt; Zahl der Tarsenglieder 5, 8-9, 6, 7 (—8).



Fig. 11.
Kukkala trispinifrons n.g., n. sp.
Dorsalansicht des Körpers.

Färbung des Körpers schwärzlich, dorsal und ventral schwach rost-gelb genetzt; Cheliceren und Palpen rost-gelb; Beine einschliesslich aller Tarsenglieder schwärzlich.

Dodabetta nov. gen.

Augenhügel im vorderen Drittel des Carapax, quer-oval, unbewehrt. Stirnrand des Carapax oben-median unbewehrt. Scutum: 2. Area mit einem mittleren Tuberkelpaar, 3. Area mit einem mittleren Kegelhöckerpaar, übrige Areae und freie Tergite des Abdomens unbewehrt. Stigmen unter Brückenzähnchen in der Furche zwischen der 4. Coxa und dem Stigmensternit verborgen. Palpenfemur medial-apical unbewehrt. Beine unbewehrt; 1. Tarsus 5-, und 3. Tarsus 6-gliedrig, 2. und 4. Tarsus jeweils mehr als 6-gliedrig, variabel; Endabschnitt des 2. Tarsus 3-gliedrig; 3. und 4. Tarsus ohne Pseudonychium und mit einfachen, nicht kammzähnigen Doppelklauen.

Dodabetta conigera nov. spec.

Nilgiris: Dodabetta; Bergrücken, im Wald, 2400 M. 2 ♀. Typus im Museum Genf.

Länge des Körpers 7, des 1.-4. Beines 9, 15, 11, 14mm.

Augenhügel matt-glatt, völlig unbewehrt. Unterer Stirnrand des Carapax mit 5 Kegelzähnen, deren mediale der lateralen Paare doppelt so lang sind wie die übrigen 3. Fläche des Carapax, der 5 Areae des Scutums, seines Seitenrandes und der freien Tergite des Abdomens matt-glatt, nicht bekörnelt, nur 2. Area mit einem mittleren Tuberkelpaar und 3. Area mit einem mittleren Paare breiter Kegelhöcker. Freie Sternite des Abdomens mit Spuren je einer Körnchen-Querreihe; 1. Coxa dicht und grob bekörnelt, 2. Coxa mit einer mittleren Körnchen-Längsreihe, 3. Coxa matt-glatt, doch mit vorderer und hinterer Höckerchen-Randreihe, 4. Coxa ventral wie dorsal-lateral matt-glatt. Der dorsale Buckel des 1. Chelicerengliedes glatt. Palpen: Trochanter ventral-apical mit einem Zähnchen; Femur medial-apical und dorsal unbewehrt, ventral in den basalen 2/3 mit einer Zähnchen-Längsreihe; Patella bis Tarsus wie üblich



Fig. 12.
Dodabetta conigera n.g., n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.

bewehrt und dorsal glatt. Beine relativ kräftig, matt-glatt; 3. und 4. Femur S-förmig gekrümmt; Zahl der Tarsenglieder 5, 10-11, 6, 7.

Färbung des Körpers und der Beine kastanienbraun, doch die Tarsen der Beine rost-gelb wie Cheliceren und Palpen.

Sub-Ord. PALPATORES Thor.

Fam. PHALANGIIDAE Sim.

Subfam. GAGRELLINAE Thor.

Gagrella prasina Rwr.

1901. RŒWER, in: Arch. Natg. LXXVII, Heft 2, p. 163.
1923. RŒWER, *Weberknechte der Erde*, p. 968.

Bisher aus den West-Ghats von Maddathoray (Travancore) bekannt, liegt die Art in dieser Ausbeute vor von:

Anaimalai-Hills: Valparai, 1100-1300 M., unter sehr feuchtem Holz. 6(♂, ♀).

Palniella virididorsata Rwr.

Palni-Hills: Pumbarai, 1800 M., Mimosa-Wäldchen. 2 (♂, ♀).

Die Diagnose dieser Art, von der sich Typus und Cotypus in den Sammlungen des Museums in Calcutta, von mehreren Orten des südlichen Vorder-Indiens (Palni-Hills, Kodaikanal) stammend finden, ist kürzlich mit einer Anzahl weiterer *Gagrellinae* im Rec. Indian Museum, XXXI, Part. II. 1929, p. 128 veröffentlicht worden.

Strandia ceylonensis (Karsch).

1891. *Gagrella ceylonensis.* KARSCH, in: Berlin. Ent. Z. XXXVI, p. 308.
1923. *Strandia ceylonensis.* RŒWER, *Weberknechte der Erde*, p. 1010.

Auf Ceylon weit verbreitet ist diese Art wiederholt gefunden in:

Ceylon: Peradenyia. 3 (♂, ♀).

Strandia triangularis-triangularis (With).

1903. *Gagrella triangularis.* WITH, in: J. Linn. Soc. London, XXVIII, p. 499.
1923. *Strandia triangularis-triangularis.* RŒWER, *Weberknechte der Erde*, p. 1009.

Im südlichen Vorder-Indien weit verbreitet und häufig, hier vorliegend aus:

Nilgiris: Masnigudi, Ebene mit Buschwald, zwischen Nilgiris und Mysore, 900-1000 M. 9 (♂, ♀). — Pykara-Gudalur, 900-1000 M. 3 (♂, ♀).

Strandia triangularis-fusca (With).

1903. *Gagrella triangularis-fusca.* WITH, in: J. Linn. Soc. London, XXVIII, p. 500.
1923. *Strandia triangularis-fusca.* RŒWER, *Weberknechte der Erde*, p. 1009.

Verbreitung wie vorige Art; hier gefunden in:

Anaimalai-Hills: Attakatti, 900-1000 M., in Haufen unter vorspringenden Felsen. 16 (♂, ♀).

Gagrellula albilineata nov. spec.

Nilgiris: Mudumalai, 900-1000 M., trockener Busch. 10 (♂, ♀). Typus 5 (♂, ♀) Cotypus im Museum Genf.

Länge des Körpers 4, des 1.-4. Femurs 10, 17, 10, 14, des 1.-4. Beines 39, 80, 40, 54.

Augenhügel jederseits der glatten Längsfurche mit je einer Reihe von 10-14 Zähnchen, basal unter den Augenent lang glatt. Fläche des Carapax, des Scutums und der freien Tergite des Abdomens fein chagriniert, nicht bekörnelt; 2. Area des Scutums mit einem schlanken, spitzen Mediandorn. Freie Sternite des Abdomens glatt; Fläche der 1.-4. Coxa glatt, die Höckerchen der Randreihen der Coxae an ihrer Aussenkante mit 4 bis 6 spitzen Zähnchen besetzt. (Fig. 14, a) Das 1. Chelicerenglied dorsal bazähnelt. Palpen: Trochanter bis Tibia rings regellos spitz bezähnelt, Patella medial-apical mit einer kurzen, gezähnelten Apophyse, Tibia drei mal so

lang wie dick, Tarsus unbewehrt, doch beim Mänchen mit ventral-medialer Körnchen-Längsreihe. Beine: 1.-4. Trochanter jederseits fein gezähnelt, 1.-4. Femur bezähnelt, an ihren basalen Gelenkknöpfen jederseits mit einer Gruppe sehr feiner, dichter Zähnchen; Zahl der Noduli am 1.-4. Femur 0—3—0—0.

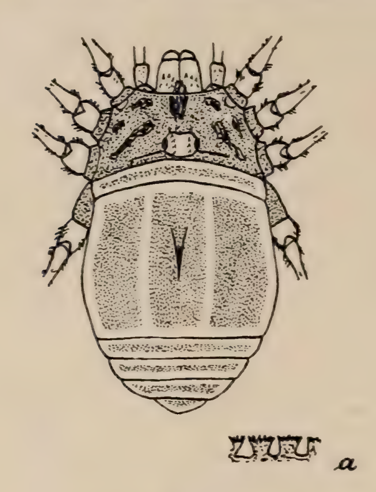


Fig. 13.
Gagrellula albilineata n.sp.
Dorsalansicht des Körpers.
a = Randhöckerchen der 1.-4. Coxa.

Färbung des Carapax grau-gelb glänzend, jederseits mit etlichen dunkel-braunen Schrägstricheln; 2. Thoracaltergit braun und wie die freien Tergite des Abdomens rings schmal und scharf grau-weiss berandet; Scutum dunkel-braun mit seinem Dorn, vorn, hinten und jederseits schmal und scharf weissgrau berandet und ausserdem mit 2 grauweissen, schmalen Längsstreifen, die ein medianes Sattelband begrenzen. Augenhügel blass-gelb, seine Zähnchen braun. Freie Sternite und 1.-4. Coxa glänzend grau-gelb, ihre Randhöckerchen dunkel-braun. Der Körper ist nirgends mit Hautdrüsensekret bedeckt. Cheliceren blass-gelb; Palpen blass-gelb; Femur, Patella und Tibia mit bräunlichem Ringfleck. Beine rost-gelb, Femora und Tibien apical mit blass-gelbem Ringfleck.

Aurivilliola bispinifera nov. spec.

Nilgiris: Pykara Gudalur, 900-1000 M., 6 (♂, ♀), Typus. — Mudumalai und Masnigudi, 900-1000 M. 6 (♂, ♀). Cotypus. — Karteri-Valley, unterhalb Coonoor, 1600 M. 1 ♀, Cotypus.

Travancore: Oberes Vattavadai-Tal. 2 ♀. Cotypus.

Typus und Cotypen im Museum Genf.

Länge des Körpers 5 (♂) bis 5 ½ (♀), des 1.-4. Femur 4, 7, 4, 6, des 1.-4. Beines 16, 30, 16, 28.

Augenhügel mit glatter Längsfurche; um jedes Auge ein vollständiger Ring aus 14 bis 20 Zähnchen. Fläche des Carapax, des Scutums und der freien Tergite des Abdomens grob bekörnelt;

Scutum mit 2 medianen, schlanken und spitzen Dornen (auf der 1. und 2. Area). Freie Sternite des Abdomens matt-glatt; Fläche der 1.-4. Coxae verstreut grob bekörnelt. Die Höckerchen der Coxen-Randreihen geradlinig quer abgestumpft. Cheliceren: 1. Glied dorsal-glatt. Palpen: Trochanter und Femur ventral bezähnelt, Patella ohne Apophyse und dorsal bezähnelt, Tibia 3 mal so lang wie dick, beim ♀ ventral-medial bezähnelt, beim ♂ überall unbewehrt; Tarsus unbewehrt, doch beim ♂ ventral mit dichter Körnchen-Längsreihe. Beine: Trochanteren und Femora bezähnelt; Zahl der Noduli am 1.-4. Femur 0—3—0—0.

Färbung des Körpers dunkelbraun; auf dem Scutum ist ein dunkelbrauner Sattel durch 2 fast parallelle, hellere, rost-gelbe Linien jederseits der beiden Mediandornen angedeutet. Freie Sternite des Abdomens jederseits und 1.-4. Coxa apical etwas heller gefleckt, doch nicht mit Hautdrüsensekret belegt. Cheliceren dunkelbraun, Palpen gleichfalls, nur ihr Tarsus blass-gelb; Beine dunkelbraun, einfarbig.

Aurivilliola nigripalpis nov. spec.

Upper Palni-Hills: Pumbarai, 1800 M., Mimosa-wäldchen unter Steinen, 5 (♂, ♀), Typus; Kleine Shola, 1 ♂, Cotypus. — Kukkal, 2000 M., 1 ♂, Cotypus.

Lower Palni-Hills: Tandikudi, 1450 M., 1 ♂, Cotypus.

Typus und Cotypus im Museum Genf.

♂. Länge des Körpers 5, des 1.-4. Femur 5, 7, 5, 6½^{mm}; des 1.-4. Beines 21, 33, 19, 27^{mm}.

♀. Länge des Körpers 7, des 1.-4. Femur 6, 9, 6 ½, 7^{mm}; des 1.-4 Beines 24, 40, 22, 30^{mm}.

Augenhügel überall, auch unter den Augen entlang, glatt, glänzend, völlig unbewehrt. Fläche des Carapax, des Scutums und der freien Tergite des Abdomens gleichmässig bekörnelt; Scutum nur mit Mediandorn (auf der 2. Area). Freie Sternite des Abdomens leicht bekörnelt; Fläche der 1.-4. Coxa grob bekörnelt; die Höckerchen der Coxen-Randreihen gradlinig quer abgestumpft. Cheliceren: 1. Glied dorsal glatt. Palpen: Trochanter und Femur ventral grob bezähnelt, Patella ohne Apophyse und dorsal mit wenigen Zähnchen bestreut, Tibia 3 mal so lang wie dick, bei ♂ und ♀ unbewehrt, Tarsus unbewehrt, doch beim Mänchen mit einer

ventralen Körnchen-Längsreihe. Beine: Trochanteren und Femora bezähnelt; Zahl der Noduli am 1.-4. Femur 0—3—0—0.

Färbung des Körpers dorsal und ventral einfarbig dunkelbraun bis schwarz, mit wenigem weissgrauem Hautdrüsensekret, dorsal und ventral, auch auf der 1.-4. Coxa, bestreut; beim ♂ bisweilen Carapax neben dem Augenhügel und Scutum neben dem Mediandorn mit dicker aufliegenden Sekretflecken belegt. Cheliceren schwarz oder dunkelbraun, Palpen desgleichen, nur ihr Tarsus beim ♀ blassgelb; Beine einfarbig dunkelbraun bis schwarz.

Eugagrella carli nov. spec.

Nilgiris: Coonoor, Waldregion, 1800 M., 5 (♂, ♀). Cotypus. — Drug-Estate 1700 M., 11 (♂, ♀); Cotypus. — Dodabetta, Wald 2400 M., 3 (♂, ♀), Cotypus. — Elk Hill,M., 1 ♀, Cotypus.

Anaimalai-Hills: Attakatti, 900-1000, 4 (♂, ♀), Typus! — Valparai, 1200-1300 M., 3 ♂, Cotypus.

Typus und Cotypen im Museum Genf.

Länge des Körpers 3 ½ (♂) bis 7 (♀), des 1.-4. Femurs 9, 15, 8, 11^{mm}, des 1.-4. Beines 37, 67, 35, 47^{mm}.

Augenhügel völlig unbewehrt, glänzend-glatt. Fläche des Carapax des Scutums, der freien Tergite und Sternite des Abdomens gleichmässig grob bekörnelt; Scutum mit einem schlanken Mediandorn auf der 2. Area. Fläche der 1.-4. Coxa sehr grob bekörnelt, die Höckerchen der Coxen-Randreihen geradlinig quer abgestumpft. Cheliceren: 1. Glied dorsal mit 2-4 Körnchen. Palpen: Trochanter ventral, Femur ventral und dorsal, Patella dorsal-basal bezähnelt, Patella ohne Apophyse, Tibia vier mal so lang wie dick und unbewehrt, Tarsus ventral beim Mänchen mit einem Längsstreif dicht stehender feiner Körnchen, beim Weibchen mit Spuren einer Körnchen-Längsreihe. Beine: Trochanteren und Femora bezähnelt; Zahl der Noduli am 1.-4. Femur 0—4—0—0.

Färbung des Körpers schwarz; Carapax jederseits und vor dem Augenhügel mehr oder minder mit weissem Hautdrüsensekret belegt; Scutum rings um den Mediandorn mit weissem Hautdrüsensekret bestreut. Cheliceren blass-gelb; Palpen an Femur und Patella dunkelbraun, an Trochanter, Tibia und Tarsus blassgelb; Beine einfarbig dunkelbraun.

Zaleptus viridis nov. spec.

Nilgiris: Hill-Grove-Estate, unterhalb Coonoor, 1500-1700 M., 4 (♀). Typus im Museum. Genf.

Länge des Körpers 5, des 1.-4. Femur 12, 19, 11, 14^{mm}, des 1.-4. Beines 48, 103, 45, 65^{mm}.

Augenhügel völlig unbewehrt und glatt. Fläche des Carapax, des Scutums, der freien Tergite und Sternite des Abdomens, der 1.-4. Coxa matt-glatt, nicht bekörnelt. Die Höckerchen der Coxenrandreihen geradlinig quer abgestutzt. Cheliceren: 1. Glied dorsal glatt. Palpen an allen Gliedern völlig unbewehrt, Patella medial-apical mit einer kleinen buckelförmigen Apophyse, Tibia 4 mal so lang wie dick. Beine: Trochanteren glatt, Femora bezähnelt; Zahl der Noduli am 1.-4. Femur 0—1—0—0.

Färbung des Körpers dorsal und ventral, einschliesslich Augenhügel, Cheliceren und Palpen gleichmässig schön spangrün; die Trochanteren und die Femurbasen der 4. Beine besonders leuchtend grün, nur die Beine von den Femurbasen an rost-rot, mit breiten, weisslichen Endringen an allen Tibien.

Tome 36, nº 22. — Décembre 1929.

Un cas de duplication du bras droit n'obéissant pas à la loi de Bateson, observé chez Discoglossus pictus Otth.

par

Marcel AVEL et **Jean-G. BAER.**

Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, Sorbonne.

Avec 4 figures dans le texte.

Dans un lot de Discoglosses capturés dans les bassins du Jardin d'essais d'Alger par M. le Dr H. Foley, de l'Institut Pasteur d'Algérie, et expédiés à Paris, M. le prof. Ch. Joyeux a trouvé un individu anormal qu'il a eu l'amabilité de nous communiquer. Nous l'en remercions bien vivement.

L'animal en question est un *Discoglossus pictus* Otth, pourvu à droite de deux avant-bras. Sur l'animal vivant, le membre anormal se présentait ainsi. Le bras était sensiblement plus court que le bras gauche (normal) et sur lui s'articulaient deux avant-bras faisant entre eux un angle très ouvert et dirigé l'un ventralement l'autre dorsalement. L'avant-bras dorsal se terminait par une main d'aspect tout à fait normal, mobile et dont le pouce et les deux doigts suivants étaient pourvus suivant la règle de brosses copulatrices bien développées. L'avant-bras ventral au contraire portait une main immobile, petite, à quatre doigts seulement, assez courts et raides. Les deux doigts internes étaient muni de brosses copulatrices. Le sujet reposait, du côté anormal, sur ces deux doigts, comme le représente la figure. L'animal pouvait imprimer à la totalité du membre anormal des mouvements d'assez faible amplitude autour de l'articulation de l'épaule. L'articulation du bras avec les deux avant-bras était ankylosée.

Dans la main portée par l'avant-bras dorsal, le pouce est placé à droite de l'observateur lorsqu'on la regarde par la face palmaire, les doigts dirigés vers le haut. C'est donc une main droite. Comme ses caractères anatomiques paraissent normaux, on peut considérer tout l'avant-bras dorsal comme le zeugopode antérieur droit normal rejeté vers la face dorsale de l'animal. L'examen précis de sa position montre que, par rapport à un membre normal, il a subi une rotation d'environ 180° autour du bras pris comme axe. Si l'on



Fig. 1.
Le sujet anormal, vu par sa face dorsale.

regarde la main anormale par sa face palmaire, les doigts étant dirigés vers le haut, on aperçoit vers la droite les doigts porteurs de brosses copulatrices. C'est donc également une main droite.

Il semble donc qu'on ait affaire à un membre antérieur droit dont l'avant-bras ait été rejeté dorsalement par une rotation de 180° autour du bras et auquel se soit ajouté un avant-bras supplémentaire, également droit, et situé dans une position analogue à celle d'un avant-bras normal.

Nous avons étudié le squelette de ce membre double. Pour ne pas endommager le sujet, nous n'avons pas eu recours dans ce but,

à la dissection. Nous avons rendu les parties molles transparentes en utilisant la méthode de Spaltelholz (1924): déshydratation complète, passage par le toluène ou le benzol, puis immersion dans un mélange de trois parties de Salicylate de Méthyle et une partie de Benzoate de Benzyle (en poids). Pour obtenir une transparence complète, nous avons dû enlever la peau dans les régions à étudier, la dépigmentation par l'eau oxygénée s'étant révélée insuffisante dans notre cas.



Fig. 2.
Le sujet anormal, vu de face.

La ceinture scapulaire ne paraît présenter aucune anomalie. Le bras, simple en apparence, renferme pourtant un humérus double. Cet os complexe semble être composé d'un humérus presque normal (*h*), mais un peu court et présentant deux coudes successifs, et d'un humérus supplémentaire plus petit et arqué (*h'*). Les deux humérus sont distincts dans leur moitié proximale et font entre eux un angle assez aigu, mais notable (figure 3). Seul le plus grand semble articulé avec la ceinture scapulaire. Ils sont au contraire soudés dans leur moitié distale, mais l'os unique qui en résulte a conservé à son extrémité deux surfaces articulaires, correspondant chacune à l'un des deux composants. Sur celle qui termine l'humérus normal s'articule le radio-cubitus (*r'.c'*) de l'avant-bras dorsal (d'aspect normal); sur celle qui correspond au

petit humérus supplémentaire s'articule le radio-cubitus (*r. c.*) de l'avant-bras ventral (surnuméraire). Par son squelette, le membre anormal se révèle donc double dans sa totalité.

L'avant-bras dorsal et sa main, dont les caractères extérieurs étaient normaux, renferment un squelette entièrement normal. Le squelette de l'avant-bras ventral, surnuméraire, est constitué d'un radio-cubitus (*r. c.*) plus court et plus large que l'os normal, suivi d'un carpe incomplet et dont la plupart des éléments sont fusionnés. Dans la main correspondante, le premier doigt interne (*a*), porteur d'une brosse copulatrice, possède un squelette formé d'un

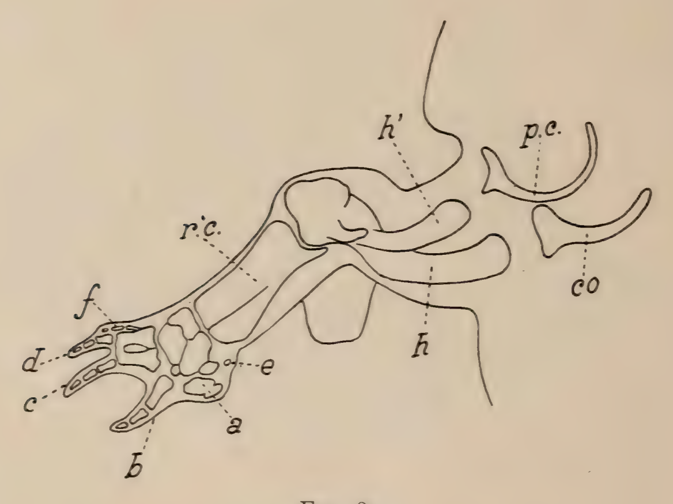


Fig. 3.

Squelette du membre anormal vu ventralement.

Légende: voir le texte: en outre: co. = coracoïde; p.c. = précoracoïde et clavicule. (La main anormale est vue par sa face dorsale.)

seul os, qui paraît résulter de la fusion du métacarpien et de la phalange unique du pouce. Le second doigt (*b*), précédé d'un métacarpien, est pourvu de deux phalanges; comme un index normal. Les métacarpiens correspondant aux doigts *c* et *d*, sont soudés par leurs têtes, et les doigts eux-mêmes possèdent chacun trois phalanges, comme les quatrième et cinquième doigts d'une main normale. Il semble donc qu'on soit en présence d'une main incomplète, dans laquelle le troisième doigt ferait défaut. Par

contre, le squelette du pouce (*a*) est précédé d'un petit os (*e*) qui correspond à un lobe des parties molles, et qui représente peut-être le rudiment d'un doigt surnuméraire. De même, le doigt *d* est suivi de trois très petits os, dont le premier est soudé au métacarpien voisin, et qui constituent certainement le squelette d'un doigt supplémentaire minuscule, soudé à son voisin par les parties molles.

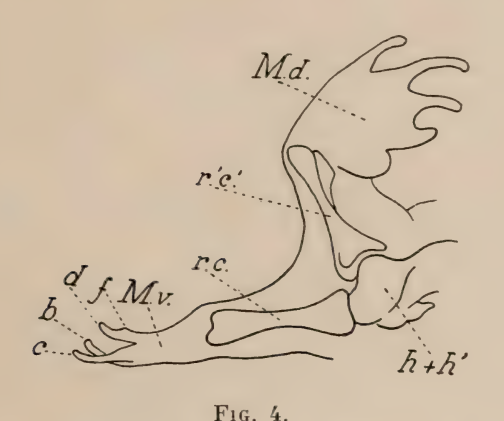


Fig. 4.
Le membre anormal, vu latéralement.
Légende: voir le texte; en outre M.d. = main dorsale (vue par sa face palmaire); M.v. = main ventrale.

Ce squelette supplémentaire correspond à une petite saillie située sur le bord externe du dernier doigt et visible sur les figures.

En résumé, le membre anormal que nous avons étudié est composé de deux bras presque entièrement distincts jusqu'à l'épaule par leur squelette. Les parties molles du stylopode sont soudées. Les avant-bras sont entièrement distincts. L'un d'eux, dirigé dorsalement a des caractères anatomiques tout à fait normaux. L'autre, dirigé ventralement, se termine par une main incomplète, qui paraît dépourvue de médius. Les deux mains sont des mains droites, de sorte que la monstruosité est composée de deux bras droits.

A notre connaissance, aucun cas de polymélie n'était connu jusqu'ici chez *Discoglossus pictus*. On a décrit des malformations analogues, provoquées ou naturelles, chez divers Anoures. Przibram (1921) en a fait une étude critique étendue. Tous ces cas sont différents de celui que nous venons de décrire.

De nombreux auteurs: Barfurth, Tornier, Harrison, etc. (voir bibliographie dans Korschelt (1927), ont pu obtenir expérimentalement des membres multiples, soit en provoquant la multiplication des ébauches des membres, soit en faisant régénérer, après des traumatismes déterminés, des membres déjà développés L'origine des membres multiples trouvés dans la nature doit être rapportée à l'une de ces causes, sans qu'il soit possible, en général, de savoir laquelle.

Quelle que soit leur origine, les membres multiples présentent presque toujours entre eux des relations de symétrie qui ont été mises en évidence par Bateson (1894) et précisées, dans le cas des Amphibiens, par Harrison (1921). En particulier, dans un membre double, les deux composants sont symétriques l'un de l'autre, par rapport à un plan perpendiculaire au plan des axes longitudinaux des composants et passant par la bissectrice de l'angle formé par ces axes. Cette symétrie étant précisément celle des membres de côtés opposés, les membres doubles sont constitués par un membre droit et un membre gauche, complets ou non, mais au même degré.

Dans l'anomalie que nous venons de décrire, les deux composants sont deux bras droits. Ils ne peuvent donc être symétriques par rapport à aucun plan, c'est-à-dire qu'ils font exception à la loi de Bateson. De telles exceptions sont fort rares et d'une interprétation difficile (Swett, 1924). Nous nous bornons donc, au moins pour le moment, à signaler l'intérêt de celle que nous avons décrite.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1894. Bateson, W. M. *Materials for the Study of Variation.* London.

1921. Harrison, R. G. *On relations of symmetry in transplanted limbs.* Jour. Exp. Zool. XXXII.

1927. Korschelt, E. *Regeneration und Transplantation*, I. Berlin.

1921. Przibram, H. *Die Bruchdreifachbildung im Tierreiche.* Arch. f. Entw.-Mech. XLVIII.

1924. Spalteholz, W. *Das « Durchsichtmachen » als biologische Arbeitsmethode.* Handb. Biol. Arbeitsmeth., Abt. IX, Teil 1 (erste Hälfte)., 409.

1924. Swett, F. H. *Exceptions to Bateson's rules of minor symmetry.* Anat. Rec. XXVIII.

1926. —— *On the production of double limbs in Amphibians.* Jour. Exp. Zool. XLIV.

Tome 36. Fascicule 1 (Nos 1 à 4). Mars 1929.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENEVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1929

Tome 36. Fascicule 2 (Nos 5 à 15). Mai 1929.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENEVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1929

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 36. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie,* Muséum d'Histoire naturelle. Genève.

Tome 36. Fascicule 3 (Nos 16 et 17). Novembre 1929.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1929

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 36. En cours de publication.

(Voir suite page 5 de la couverture).

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle. Genève.

Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchung des Schweizerischen National-Parks

5.

W. BIGLER.

Die Diplopodenfauna des Schweizerischen National-Parks

mit 3 Tabellen und 48 Textfiguren.

Commissionsverlag H. R. Sauerländer & Co., Aarau, 1929.

Den Studien über die Mollusken, Hemipteren und Collembolen des Schweizerischen Nationalparks reiht sich, als jüngste, jene der Diplopoden an. Wie bei den ersteren steht auch hier der geographisch-statistische Gesichtspunkt im Vordergrund. Die vertikale und horizontale Verteilung der 32 Formen, die den Park bewohnen, wird sehr eingehend verfolgt. Die graphische Darstellung der Höhenverbreitung auf Grund quantitativer Sammelergebnisse bringt die diesbezüglichen Unterschiede nach Familien zu äusserst drastischem Ausdruck. In den Ausführungen über die geographischen Elemente der Park-Diplopodenfauna und die Einwanderungswege derselben liegt ein wichtiger Beitrag zur Besiedlungsgeschichte der Centralalpen überhaupt. In richtiger Einschätzung des Wertes einer streng wissenschaftlichen Systematik für die zoogeographische Spekulation, gibt sich Bigler einer grossen systematischen Klärungsarbeit hin. Namentlich in der schwierigen Gruppe der alpinen *Leptoiulus* gelingt es ihm, die verwandtschaftlichen Beziehungen und die spezifischen Variationsgrenzen schärfer zu erfassen und dabei die Merkmale einer neuen Art (*L. sarasini*) herauszuschälen. Wie der Text, so tragen auch die zahlreichen klaren Abbildungen, die sich hauptsächlich auf die Gonopoden beziehen, den Stempel grossen Fleisses und äusserster Genauigkeit.

J. C.

Tome 36. Fascicule 4 (Nos 18 à 22). Décembre 1929.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1929

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 36. En cours de publication.

(Voir suite page 5 de la couverture).

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle. Genève.

Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchung des Schweizerischen National-Parks

5.

W. BIGLER.

Die Diplopodenfauna des Schweizerischen National-Parks

mit 3 Tabellen und 48 Textfiguren.

Commissionsverlag H. R. Sauerländer & Co., Aarau, 1929.

Den Studien über die Mollusken, Hemipteren und Collembolen des Schweizerischen Nationalparks reiht sich, als jüngste, jene der Diplopoden an. Wie bei den ersteren steht auch hier der geographisch-statistische Gesichtspunkt im Vordergrund. Die vertikale und horizontale Verteilung der 32 Formen, die den Park bewohnen, wird sehr eingehend verfolgt. Die graphische Darstellung der Höhenverbreitung auf Grund quantitativer Sammelergebnisse bringt die diesbezüglichen Unterschiede nach Familien zu äusserst drastischem Ausdruck. In den Ausführungen über die geographischen Elemente der Park-Diplopodenfauna und die Einwanderungswege derselben liegt ein wichtiger Beitrag zur Besiedlungsgeschichte der Centralalpen überhaupt. In richtiger Einschätzung des Wertes einer streng wissenschaftlichen Systematik für die zoogeographische Spekulation, gibt sich Bigler einer grossen systematischen Klärungsarbeit hin. Namentlich in der schwierigen Gruppe der alpinen *Leptoiulus* gelingt es ihm, die verwandtschaftlichen Beziehungen und die spezifischen Variationsgrenzen schärfer zu erfassen und dabei die Merkmale einer neuen Art (*L. sarasini*) herauszuschälen. Wie der Text, so tragen auch die zahlreichen klaren Abbildungen, die sich hauptsächlich auf die Gonopoden beziehen, den Stempel grossen Fleisses und äusserster Genauigkeit.

J. C.

PUBLICATIONS

DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. Penard	Fr. 8 —
Fasc.	2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	Fr. 8 —
Fasc.	3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	Fr. 27 —
Fasc.	4.	ISOPODES par J. Carl	Fr. 5 —
Fasc.	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 3 50
Fasc.	6.	INFUSOIRES par E. André	Fr. 12 —
Fasc.	7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	Fr. 12 —
Fasc.	8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	Fr. 11 —
Fasc.	9.	OPILIONS par R. de Lessert	Fr. 7 —
Fasc.	10.	SCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 2 —
Fasc.	11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	Fr. 25 —
Fasc.	12.	DÉCAPODES par J. Carl	Fr. 7 —
Fasc.	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	Fr. 6 50
Fasc.	14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	Fr. 12 —
Fasc.	15.	AMPHIPODES par J. Carl	Fr. 8 —
Fasc.	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	Fr. 11 —
Fasc.	17.	CESTODES par O. Fuhrmann	Fr. 20 —

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6 —

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

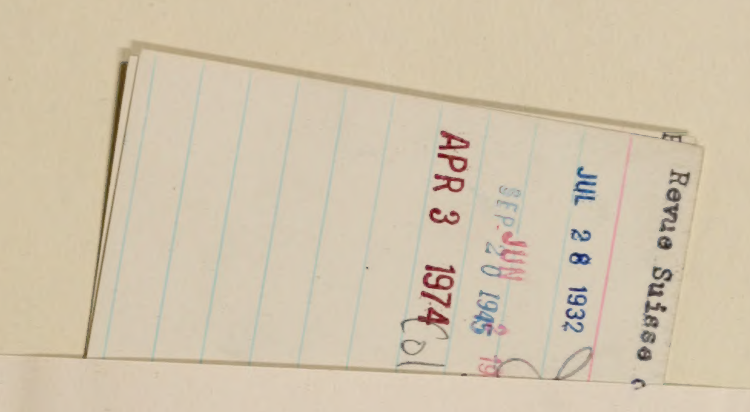
1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 200.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de Schaeck

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 5 —


Revue Suisse
JUL 28 1932
SEP 20 1945
JUN
APR 3 1974

